Genetische Elemente in der Flora der Alpen.

Von

L. Diels.

Die phylogenetisch forschenden Monographien wollen durch die Daten des morphologischen Vergleichs und der geographischen Verbreitung die Entwicklungsgeschichte ihrer Formenkreise aufhellen. Aus gemeinsamen Zügen der Arten wird die Gemeinsamkeit ihrer Geschichte erschlossen. Auf diesem Wege sind eine Menge von phyletischen Ergebnissen gewonnen worden. Aber die meisten davon liegen verstreut und vergraben in den Archiven der Wissenschaft. Sie führen ein halbvergessenes Einzeldasein, als gingen sie sich gegenseitig nichts an. Mit einander verglichen und an einander gemessen zu werden, ist ihnen nur selten und in bescheidenem Umfang zuteil geworden. Zur Förderung des Systems, zum Ausbau der speziellen Pflanzengeographie haben die Monographien alles Erforderliche hinzugetragen, und jeder hat sie benutzt, so viel wie möglich. Aber zur Klärung gerade genetischer Fragen sind die Ergebnisse der Monographien lange nicht so eingehend geprüft und umfassend herangezogen worden, als sie es verdienen. Jährlich erscheinen jetzt derartige mühevolle Arbeiten, die der Natur ihres Objektes nach allgemein morphologische Bereicherung kaum mehr bringen können, die auch der reinen Pflanzengeographie keine wesentliche Förderung zu leisten vermögen. Sie werden als Spezialitäten beiseite gelegt, sie gehen für die Allgemeinheit bald verloren, und doch könnte jede einzelne zum wertvollen Baustein werden, wenn sie mit anderen vereint Beachtung fände zur Aufhellung der Florengeschichte, die so dringend solcher Hilfe bedarf.

Seit den Tagen, da KERNER seine Monographie der Arten von *Tubocytisus* schrieb (1868) und ENGLER die Gattung *Saxifraga* darstellte (1872), sind es natürlich europäische Genera gewesen, welche die meisten Bearbeiter anzogen und zu gründlichem Studium auch in phylogenetischer Richtung zu fesseln vermochten. Schon dieser äußere Umstand rät dazu, die Alpen-Flora zu wählen, um von ihren Problemen einige mit Hilfe des phylogenetischen Vergleiches ihrer Formenkreise zu fördern. Es kommt hinzu, daß auf diesem Gebiete kein anderer Weg des Weiterkommens

sichtbar ist. Von der Paläontologie wird hier kaum jemand mehr etwas erwarten; wo sollte sie auf den Alpen eingreifen, uns für die Flora rückwärts »Anknüpfungspunkte« zu zeigen und »Bindeglieder« zu vermitteln[1])?

»Das Dunkel, welches noch die Entstehung unserer Alpenflora, wie aber auch der arktischen Flora umgibt«, sagt Heer in seiner nivalen Flora der Schweiz[1]), »wird sich erst aufhellen, wenn es gelingen wird, den Zusammenhang derselben mit der Pflanzenwelt der vorangegangenen Zeiten nachzuweisen.« Wenn aber durch Fossilien solch ein Nachweis direkt sich nicht erbringen läßt, so scheint die Voraussetzung jenes Gelingens der Versuch zu sein, die genetischen Elemente der Alpenflora zu sondern und zu beschreiben. Es ist zwar geäußert worden, eine Einteilung in genetische Gruppen ließe sich bei ihr »noch nicht durchführen[2])«. Diese Skepsis wird berechtigt, wenn man für jede einzelne Art, die in den Alpen wächst, die Zuweisung zu einer bestimmten solchen Gruppe verlangt. Das ist sicher vorläufig unmöglich, wird sich vollkommen überhaupt niemals durchführen lassen. Aber es erscheint auch nicht erforderlich. Viel ist schon gewonnen, wenn man einige derartige Gruppen unterschieden hat, in die von den wichtigen Gattungen und Arten die meisten sich eingliedern lassen. Vor allem wäre damit eine befreiende Klärung in der großen Verwirrung angebahnt, die durch die mangelhafte Trennung verschiedengearteter und unvergleichbarer Fragen entstanden ist. Auf die Ursachen dieses widrigen Zustandes[3]) klar hingewiesen, die Willkür, die mit dem Begriffe des »Elementes« getrieben worden ist, gekennzeichnet zu haben, darin liegt ein großes Verdienst des Buches von Jerosch. Demnach muß als Ziel der folgenden Betrachtungen eine Unterscheidung und Beschreibung der genetischen Elemente[4]) festgesetzt werden. Es handelt sich also nicht darum, rein geographische Gruppen zu bilden, wie sie sich z. B. aus Christs bekannter Abhandlung[5]) ablesen lassen. Es soll auch nicht historisch geforscht werden nach den Wegen oder Zeiten, da die Alpenflora eingewandert oder rückgewandert ist: wichtige Fragen, die neuerdings ja im Vordergrunde eines vielbetätigten Interesses stehen[6]). Sondern an den morphologischen und geographischen Verbindungen, welche die heutige Alpenflora mit den übrigen Floren der Erde besitzt, wollen wir die wich-

---

1) O. Heer in Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. XXIX (1885) 37.

2) Jerosch, Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora, S. 72.

3) Jerosch l. c. S. 70 ff.

4) Jerosch l. c. S. 72.

5) Christ, Über die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette. Neue Denkschr. Allgem. Schweiz. Ges. Naturw. XXII (1867). — Eine neuere Arbeit, wo sich ähnliche Angaben finden, ist z. B. Pampaninis Essai sur la géographie botanique des Alpes. Fribourg 1903.

6) Vgl. z. B. in den Résult. scient. Congr. Intern. Vienne 1905 (1906) die Aufsätze von Engler, Andersson, Weber, Drude, Beck v. Mannagetta und besonders von Briquet, der schon vorher diese Probleme sehr erfolgreich gefördert hat.

tigsten Stämme aufdecken, aus denen ihre Bestandteile hervorgegangen sind. Mit deren Herauslösung müssen wir uns einstweilen begnügen. Zeitlich genommen haben einige erst seit quartären Zeiten mit ihren Zweigen die Alpen erreicht, die meisten aber reichen dort bis in die Tertiärperiode. Weiter hinabzusteigen zu den tiefer geborgenen Wurzeln, ist vorläufig unmöglich. Aber darin liegt nichts Entmutigendes. Schließlich verliert sich ja jede biologische Genesis im Unergründlichen.

Unser Material wird auf Vollständigkeit keinen Anspruch erheben dürfen. Große und wichtige Gattungen sind noch nicht so befriedigend dargestellt, daß man zuversichtlich mit ihnen arbeiten könnte. Aus diesem äußeren Grunde werden also Genera wie *Dianthus*, *Arenaria*, *Cerastium*, *Ranunculus*, *Draba*, *Trifolium*, *Oxytropis*, *Astragalus*, *Viola*, viele der *Compositen* nur selten herangezogen werden. Eine allmähliche Füllung dieser Lücken wäre lebhaft zu wünschen. Auch die Genetik der Alpenflora hat ein starkes Interesse an brauchbaren Monographien jener umfangreichen Genera. Denn man darf eine sehr nutzbringende Kritik ihrer jetzigen Ergebnisse erwarten, wenn sie an den Resultaten derartiger Neubearbeitungen gemessen werden.

Zur Nomenklatur sei bemerkt, daß der Ausdruck »Oreophyten« nichts als eine Bezeichnung für die Praxis sein will. Er darf nicht zu streng etymologisch verstanden werden, es soll nur der Gegensatz der oberen Zonen eines Berglandes zu den unteren — also der »alpinen« zu den »montanen« — damit allgemein ausgedrückt sein. »Oreophyten« sind demnach namentlich Gewächse, die oberhalb der Baumgrenze, in der »alpinen« Zone, ihren Schwerpunkt haben, in unseren Alpen also etwa diejenigen, die Christ in seiner bekannten Statistik[1]) berücksichtigt. Die so oft störend empfundene Zweideutigkeit des Wortes »alpin« kann damit durch einen international brauchbaren Terminus eingeschränkt und allmählich beseitigt werden.

Bei den »Alpen« sind oft auch ihre Tributäre — Pyrenäen, italienische Gebirge, Balkanhalbinsel, Karpathen, kurz die Hochgebirge des südlicheren Europa — einbezogen zu denken, so wie es ja wiederum aus Christs Abhandlung[1]) schon geläufig ist. Ebenso ist »Hochasien« ein kurzer Ausdruck für die Faltengebirge Asiens, welche Tibet umgeben, besonders die östlichen davon. Den Begriff »arktotertiär« wende ich im allgemeinen so an, wie ihn Engler in Entwicklungsgeschichte II (1882) 327 definiert hat. Zuweilen bleibt seine Fassung im einzelnen Falle allerdings der Willkür überlassen, da die Grenze gegen ein »tertiär-boreales«[2]) Element nicht scharf durchgeführt ist. Einen guten Anhalt gibt die heutige

1) Christ, Über die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette. Neue Denkschr. Allgem. Schweizer. Ges. Naturw. XXII (1867).

2) Engler l. c. 340.

Flora Ostasiens. Denn eine ihr wesensgleiche Flora war offenbar die »arkto-tertiäre«, die in der Tertiärzeit sich über die ganze Holarktis nördlich der Faltengebirge ausdehnte. — Ebenso folge ich bei dem Ausdruck »Glazialpflanze« dem Gebrauche ENGLERS[1]).

A. Autochthone Flora der Alpen.

Die Geschichte der Pflanzenwelt Europas in ihren großen Zügen ist zuletzt auf dem Internationalen Kongreß zu Wien von ENGLER dargestellt worden. Gehoben und bereichert durch die Erfahrungen der letzten Jahrzehnte erstand wieder das reizvolle Bild jener Flora, die HEER und SAPORTA zuerst ans Licht gebracht und geschildert haben, die ENGLER selbst früher als die »arktotertiäre« bezeichnet und in ihrer vollen Bedeutung gewürdigt hat. Von Grönland durch das nördliche und mittlere Europa dehnten sich Waldungen mit zahlreichen Nadelhölzern und Laubbäumen, die wir heute nicht mehr besitzen. Gattungen wie *Zelkova*, *Magnolia*, *Liriodendron*, *Ailanthus*, *Robinia*, *Koelreuteria*, *Clethra* sind in untrüglichen Petrefakten nachgewiesen, dazu Eichen, Nüsse, Ahorne u. a. in vielen für Europa jetzt verlorenen Arten. Wo immer im mittleren Europa die Paläobotaniker die jünger tertiäre Vegetation gründlich erforschten, da haben sich aufs klarste die großen Gemeinsamkeiten mit Nordamerika und Ostasien gezeigt. Darin herrscht allgemeine Übereinstimmung der lokalen Floren. Der Miocänflora der Karpathenländer z. B. gab neulich erst PAX[2]) nach seiner eindringenden Beschäftigung damit das Zeugnis einer typisch arktotertiären Wesenheit. »Reich entwickelt sind die Gymnospermen. Die so häufige Vereinigung von *Sequoia Langsdorfii* und *Taxodium distichum fossile* mit *Glyptostrobus europaeus* gilt auch für unser Gebiet. Die Gattung *Pinus* ist ohne Zweifel artenreich vertreten, und zu ihr gesellen sich Arten von *Libocedrus* und *Callitris*. Der Reichtum an Juglandaceen kann nicht unbeobachtet bleiben, und die in dem Salzstocke von Wieliczka gefundenen Früchte von *Juglans* und *Carya* besitzen eine über lokalen Wert hinausreichende Bedeutung. Die so oft verkannte Gattung *Engelhardtia* erscheint an mehreren Fundstellen. An Mannigfaltigkeit innerhalb der einzelnen Gattungen schließt sich den Walnußgewächsen die Familie der Betulaceen an, wie denn überhaupt als Charakterzug gegenüber der Jetztzeit ein auffallend großer Artenreichtum einzelner Gattungen sich geltend macht. Die Flora der Umgebung von Tokaj ist für *Acer*, *Pinus* und *Quercus* in dieser Hinsicht ein typisches und lehrreiches Beispiel.« Auch Lauraceen in sempervirenten und laubwerfenden Arten kommen vor. Kurz, es ist die selbe Vereinigung von Elementen, die im Süden des atlantischen Nord-

1) ENGLER, Entwicklungsgeschichte I (1879) 155ff.
2) F. PAX, Karpathen II. 27.

amerika, im südlichen Japan und am großartigsten in Zentral-China noch in der Gegenwart besteht.

Von den fossilen Nachweisen, die uns die arktotertiäre Flora wiederherstellen helfen, beziehen sich die meisten der Natur der Sache nach auf die Bäume der Holarktis. Nach allem aber, was wir an den Formationen täglich beobachten können, ist es durchaus geboten, die damit gewonnenen Erfahrungen auch auf die Strauch- und Krautflora zu übertragen. Es ist dies von den Autoren schon ausgiebig geschehen. Engler[1]) nennt diese Übertragung »jedenfalls keine gewagte Hypothese« und bringt sie in Anwendung für Genera wie *Syringa*, *Forsythia*, *Laurocerasus*, *Philadelphus*. Von diesen ist z. B. *Philadelphus* neuerdings durch die Arbeiten von Koehne[2]) aufgeklärt worden, als sehr typisches Beispiel einer solchen arktotertiären Strauchgattung, die nirgends den 60. Breitengrad erreicht. Mit der 1. Sect. *Poecilostigma* bewohnt sie das atlantische Nordamerika und das pazifische von Britisch-Columbien bis Costarica; einige Formen (*Ph. laxus*) wachsen auch in China. Die 2. Sect. *Stenostigma* ist in Nordamerika gleichfalls im Westen und Osten entwickelt, besitzt ferner mehrere Arten in Ostasien vom Himalaya über China zum Amurland und Japan und enthält schließlich — weit disjunkt — die zwei Arten der westlichen Paläarktis: *Ph. caucasicus* im pontischen Gebiet und *Ph. pallidus* Hayek (den früheren *Ph. coronarius* L.), der ein zersplittertes Areal vom Kaukasus und Armenien bis in die Südostalpen und Italien einnimmt.

Ähnlich verhält sich nach Janczewskis[3]) Ermittelungen *Ribes* Sect. *Grossularia*, mit seinem disjunkten Areal Nordamerika — Europa — Mittel- und Ostasien. Bei *Lonicera* subsect. *Rhodanthae* stellt Rehder[4]) einen schmalen, paläarktischen Bezirk und einen kleinen pazifisch-amerikanischen fest. Die subsect. *Alpigenae* bleibt auf die Paläarktis beschränkt und zerfällt in drei disjunkte Stücke: Südeuropa, Hochasien, Japan. Diese Beispiele ließen sich fast aus jeder Monographie entsprechender Genera vermehren. Von unmittelbarer Bedeutung für die Analyse gerade der Alpenflora ist das Verhalten von *Rhododendron* § *Osmothamnus*, dem schon Engler seine Betrachtung gewidmet hat[5]). Die Sektion beschränkt sich auf die Holarktis. Daß ein starkes Entwicklungszentrum für sie in Hochasien gelegen ist, sieht man jetzt nach der Erschließung der sino-tibetanischen Grenzgebirge mit voller Klarheit. Dort finden sich jene abgehärteten Oreophyten, aus denen sich das Material zur Besiedelung Ostsibiriens (*Rhododendron parvifolium*) und der Polarländer (*Rh. lapponicum*)

---

1) Engler in Résult. scient. Congr. Internat. Bot. Vienne 1905 (1906) 35.

2) Koehne in Gartenflora 1896, 450; Mitteil. D. Dendrol. Gesellsch. 1904, 76.

3) Janczewski, Monographie de Groseilliers. Genève 1907.

4) Rehder, Synopsis of the Genus *Lonicera*. Rep. Missouri Bot. Gard. St. Louis 1903.

5) Engler, Entwicklungsgeschichte I, 63 Anmerkung.

herleitete. Eine zweite unabhängige Produktion in Europa, die es nie zu der selben Widerstandsfähigkeit[1]) brachte, ergab die beiden Alpenrosen unserer Alpen, samt dem ostkarpathischen *Rhododendron myrtifolium*. Englers Annahme, daß diese *Rhododendron*-Typen unserer Alpen »spätestens am Ende der Tertiärperiode nach Europa gelangten«[2]), bleibt also aufs kräftigste gestützt.

Von erheblichster Tragweite für das Studium der alpinen Pflanzenwelt wird die entsprechende Untersuchung der krautigen Gewächse. Sind es doch ihre ökologischen Genossen, die auf allen temperierten Hochgebirgen die Hauptmasse der Vegetationsdecke ausmachen. Und werden doch wohl niemals fossile Reste davon Zeugnis geben, welchen Wesens jene Krautfloren der Vergangenheit gewesen sind.

Da ist es denn von doppelter Bedeutung, daß einige ganz willkürlich ausgewählte Areale ähnliche Bilder ergeben wie die arktotertiären Holzpflanzen. Es mag hingewiesen sein auf *Anemone* Sect. *Hepatica*[3]), *Cardamine* Sect. *Dentaria*[4]), *Carex* Sect. *Hymenochlaena*[5]) subsect. *Gracillimae* und subsect. *Longirostres*, auf *Isopyrum*[6]). Die Wohnbezirke dieser Formenkreise decken sich nicht vollkommen: es wäre geradezu merkwürdig, in den Gruppen, die uns beschäftigen, jemals solche völlige Deckung zu finden, dazu ist das Geschick ihrer Heimat zu wechselvoll gewesen. Wohl aber ähneln sie sich in der Hauptsache und lassen eine früher weitere Verbreitung gerade nach den Unterschieden erwarten, die sie im einzelnen zu bieten haben. Die *Carex* § *Gracillimae* fehlen in Sibirien, Japan und im pazifischen Amerika, auch *Dentaria* gibt es heute nicht im pazifischen Amerika: also das gleiche Verhalten wie bei so zahlreichen Gehölzen. In Sibirien andererseits vermißt man auch *Hepatica*. Nahe verwandt mit dieser Form des Areales erscheint dann *Chrysosplenium* Sect. *Oppositifoliae*[7]), es besitzt aber eine Exklave im antarktischen Südamerika, die bis jetzt nicht überbrückt ist, doch in dem Verhalten z. B. von *Hydrangea* unter den Gehölzen ihre Parallele findet. Endlich ergibt sich eine weitere Stufe arktotertiärer Disjunktion noch bei den *Lysimachiae Oppositifoliae*[8]): sie fehlen zwar in Amerika überhaupt, besetzen aber die beiden Flanken der alten Welt: Europa und Ostasien. *Lysimachia nummularia* ist der einzige Vertreter dieser in Zentralchina

---

1) vgl. Schröter, Das Pflanzenleben der Alpen, S. 125 (1905).

2) Engler, Entwicklungsgeschichte I. 64.

3) Ulbrich in Englers Bot. Jahrb. XXXVII (1906) 172—334.

4) O. E. Schulz in Englers Bot. Jahrb. XXXII (1903) 280—623.

5) Kükenthal in Pflanzenreich IV. 20 (1909) 576.

6) Franchet in Journ. de Bot. XI (1897) 154.

7) Noch andere Beispiele enthält z. B. die Liste bei Engler, Entwicklungsgeschichte S. 44—46.

8) Franchet in Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. 3. sér. II. III (1890, 1891).

und Südjapan formenreichen Gruppe der *Oppositifoliae* (Sect. *Nummularia* und *Pteranthae*). Alle die genannten Stauden-Gruppen stimmen ihrem Areale nach in den großen Zügen. Alle entsprechen sich in ihren relativ hohen Ansprüchen an eine gewisse Länge der Vegetationszeit. Sie meiden die nördlicheren Gegenden, sie lieben schattige Lagen und sind offenbar empfindlich gegen Mängel der Befeuchtung. Sie passen durchaus in das Bild, das wir nach der Baumvegetation von der »arktotertiären« Vegetation der Niederungen gewinnen.

Aber im östlichen Hochasien sehen wir gewisse *Chrysosplenium* und *Isopyrum* größere Höhen ersteigen und sich in ihrer ökologischen Gestaltung entsprechend einrichten. Die selbe Überlegenheit des östlichen Asiens fiel schon bei den *Rhododendron* auf (S. 11), sie tritt des öfteren hervor und wird weiterhin noch häufig zu belegen sein; sie mag mit der begünstigten Plastik seines Bodens zusammenhängen. Hier führt sie uns einen unmittelbaren Anschluß von Oreophyten an arktotertiäre Waldpflanzen vor. Und dies ist deshalb von so großer Bedeutung, weil viele Genera, aus denen holarktische Oreophyten stammen, in ihrem Areale mit dem der eben geschilderten arktotertiären Gattungen so große Übereinstimmung erkennen lassen. In allen bedeutenden Hochgebirgen der Holarktis zeigt sich dieser arktotertiäre Stamm, und auch in der autochthonen Alpenflora können wir ihn deutlich unterscheiden. Bei näherer Prüfung gabelt er sich sozusagen in zwei Äste, einen nördlichen und einen südlichen. Zum ersten gehören die zahlreichen Genera, die das alpine System mit den Hochgebirgen Asiens, ev. auch Nordamerikas gemein hat. Wir dürfen uns vorstellen, daß ihre Stammflora im jüngeren Tertiär rund um die Holarktis verbreitet war, in Europa jedoch vorzugsweise in den Gebieten nordwärts der großen Faltengebirge wohnte. Sie mag daher der boreale Zweig heißen.

1. Borealer Zweig.

Die Betrachtung dieses borealen Zweiges könnte sich gänzlich auf die in den Alpen wichtigen Genera beschränken, wenn deren Rolle auch in den Gebirgen Asiens und Nordamerikas eine gleiche wäre. Dies ist aber keineswegs bei allen der Fall. Vielmehr gibt es da, wie oben schon angedeutet, Unterschiede, die zu augenfällig sind, um vernachlässigt zu werden. Stellen wir die Alpen in den Mittelpunkt der Betrachtung, so lassen sich zwei Kategorien bilden. Die eine soll die Formenkreise umfassen, bei denen die Alpen keine selbständigen Oreophyten hervorgebracht haben, die andere die für uns bedeutsameren Elemente, wo ihnen dies gelungen ist.

Von der ersten Kategorie dienen uns als Beispiele die Gattungen *Swertia*, *Delphinium*, *Aconitum*. *Swertia* ist zusammenzufassen mit *Frasera* und *Pleurogyne*. Der ganze Formenkreis muß trotz seiner Ex-

pansion in Afrika wohl als arktotertiär aufgefaßt werden. In Ostasien ist er reich ausgestattet mit empfindlichen Arten in den niederen Zonen, bringt aber im westlichen China, Tibet und Himalaya viele Oreophyten hervor, die teilweise bis nach Westasien gehen. Von denen ist die bekannte *Swertia perennis* als Glazialpflanze auch zu den Alpen gelangt. »*Pleurogyne*« andrerseits bedeutet ein Erzeugnis des östlichen Hochasiens, aus *Swertia* streng oreophil hervorgegangen und in den Grenzstrichen von China und Tibet jetzt überall anzutreffen. Es ist schon in eine große Anzahl von Spezies zerspalten worden, denn sowohl im westlichen China wie in Tibet herrscht eine starke Polymorphie; aber manche benachbarte Formen, wie etwa die *Swertia gracilis* Franch.[1]) aus Yünnan, lassen unverkennbar werden, wie die Herleitung aus zweifellosen Swertien vorzustellen ist. Die Verbreitung der panarktischen *Pleurogyne rotata* ist dann von Hochasien aus ähnlich vor sich gegangen, wie wir es bei *Primula farinosa* festzustellen haben werden. Mit dieser stimmt auch das Areal im großen und ganzen überein, doch bleibt *Pleurogyne* dem südlichen Amerika fern. In den Alpen tragen *Swertia perennis* und *Pleurogyne carinthiaca* schon in der speziellen Gestaltung ihres zersplitterten Areales den Stempel von Glazialrelikten. Somit haben die Alpen bei *Swertia* nichts zur selbständigen Formenbildung geleistet.

Anders läßt sich auch das Verhalten von *Aconitum* und *Delphinium* nicht deuten. Die Verbreitung von *Aconitum* ist arktotertiär, mit primitiven Arten im östlichen Asien (z. B. *Aconitum gymnandrum*, *A. moschatum*) und dem atlantischen Nordamerika[2]) (z. B. *A. uncinatum*). Sonderbarerweise fehlt *Delphinium* in Japan gänzlich. Beide Genera sind der Arktis fremd, nur an der Behringsstraße ist wie so oft[3]) eine verbindende Bahn von Kamtschatka hinüber zur pazifischen Küste Amerikas bestehen geblieben. Es handelt sich um hochspezialisierte Blütenpflanzen, die in lichten Gebirgswaldungen der jüngeren Tertiärzeit zwar schon vorhanden gewesen sein, aber später noch morphologische Vervollkommnungen gewonnen haben dürften. Ausgeprägtere Oreophyten gibt es in Hochasien viele, sowohl bei *Aconitum* wie bei *Delphinium*. In den Alpen dagegen sieht man höchstens bei *Aconitum* einige wenige oreophile Formen von weiter verbreiteten Spezies. Der Himalaya besitzt Rittersporn-Arten, die noch über 5000 m vorkommen. Nicht viel niedriger wächst das sonderbare *Aconitum gymnandrum* auf den Triften des östlichen Tibets, »mit seinen vielen Fruchtblättern der älteste Zweig der ganzen Gattung«[4]). Es sind eben gerade morphologisch minder komplizierte Spezies, die so stark oreophil gefunden

---

1) Franchet in Bull. Soc. Bot. France XLVI. 321.

2) Vgl. Rapaics, Die Pflanzengeographie der Gattung *Aconitum*. Budapest 1908.

3) Darüber vgl. Engler, Entwicklungsgeschichte I (1879) 12 ff.

4) Rapaics, Die Pflanzengeographie der Gattung *Aconitum*. Budapest 1908, 12.

werden (z. B. auch *Delphinium Brunonianum* [1]): ein Beweis, daß in Hochasien die entsprechenden Prägungen schon frühzeitig vor sich gingen, ohne in Europa Parallelen zu finden.

Einen brauchbaren Übergang zur folgenden Kategorie bieten uns die arktotertiären Genera aus der Verwandtschaft von *Veronica*, unter denen *Wulfenia* so berühmt geworden ist. Es handelt sich da um nahestehende Formen, die bei der unvermeidlich engen Genusdefinition der *Scrophulariaceae* allerdings in der Regel als besondere Gattungen bewertet sind. Trägt man ihre Wohnstätten auf der Erdkarte ein, so sieht man sich einem stark disjunkten Bilde von typisch arktotertiärem Habitus gegenüber. Das pazifische Amerika birgt *Synthyris*, Europa *Paederota* und einige *Wulfenia*, Westasien den Rest von *Wulfenia* und *Lagotis*, Hochasien gleichfalls *Lagotis, Falconeria*, *Picrorhiza* und nach Ostasien fortsetzend *Calorhabdos*. Ihrem Vorkommen und ökologischen Gepräge nach handelt es sich bei *Calorhabdos* und *Wulfenia* um Gebilde niederer oder mittlerer Zonen. Aus phyletischen Unterlagen, die diesen wohl ähnlich gewesen sein mögen, haben sich dann unabhängig von einander typische Oreophyten entwickelt: *Falconeria*, *Picrorhiza*, *Lagotis*, *Paederota* und *Synthyris*; die drei ersten in Hochasien, *Lagotis* von dort die Gebirge bis ins südliche Sibirien und westlich nach Armenien begleitend, *Synthyris* auf den Erhebungen des westlichen Nordamerika, *Paederota* beschränkt geblieben auf die südöstlichen Alpen und bemerkenswert gleichgiltig gegen Höhendifferenzen. Von den besser bekannten dieser fünf enthält *Paederota* die zweifellos am wenigsten ausgeprägten Hochgebirgspflanzen, die oreophile Umprägung des Typus ist minder vollkommen als in Asien und Amerika, das Areal entsprechend viel enger. Man denkt dabei an die *Cyrtandreae,* die ja in den Alpen überhaupt nicht mehr wachsen, vermutlich weil so abgehärtete Oreophyten wie in Hochasien dort nie zustande gekommen waren.

Immerhin aber leitet uns die Formentfaltung dieser Veroniceen hinüber zu der bedeutsamsten Gruppe der arktotertiären Alpenpflanzen. Darin vereinen sich diejenigen Gattungen, die sowohl in den Alpen wie in anderen Gebirgssystemen der Holarktis typische Oreophyten erzeugt haben. Namen wie *Saxifraga*, *Primula*, *Androsace*, *Gentiana* und *Pedicularis* heben sich hervor in ihrer Liste, viele der schönsten und bekanntesten Zierden unseres Hochgebirges gehören dieser Genossenschaft an. Allen ist gemeinsam, daß sie noch Reste gewahren lassen der alten Stämme, aus denen sie hervorgegangen sind, Reste, die ein ähnliches Schicksal gehabt haben müssen, wie jene empfindlichen Pflanzen arktotertiären Wesens, auf deren zerstückelte Areale wir oben S. 11 unsere Betrachtung lenkten. Diese Überbleibsel sind in Europa zu finden und in Nordamerika, besonders gut erhalten aber in Ostasien, wo die Eiszeiten

---

1) Huth in Englers Bot. Jahrb. XX (1895) 392.

nicht viel verdarben. In Japan und im atlantischen Amerika, denen hohes oder älteres Gebirgsland fehlt, finden mit solchen alten Typen diese Formenkreise mitunter sogar die einzige Vertretung. Das hohe Asien aber bevölkern sie mit ihren widerstandsfähigen Oreophyten oft in erstaunlicher Mannigfaltigkeit, und in Europa haben sie dem Gebirge jene Vielseitigkeit bewahrt, die den unteren Zonen durch die Schäden der Eiszeiten unwiederbringlich verloren ging. So geben uns in Europa diese schönen Pflanzen einen tiefen Eindruck von der konservativen Rolle der Gebirgsfloren bei klimatischen Umwälzungen. Was in unserem Niederlande Vertreibung und öfters Vernichtung brachte, das verschob diesen Pflanzen des Gebirges nur die Zonen ihrer Wohnstätten und ließ das meiste bestehen unter annähernd gewöhnten Bedingungen des Daseins. Und so ist es möglich, an dieser Klasse von Elementen noch trefflich die Selbständigkeit der Alpen Europas zu ermessen.

Ein besonders einfaches Beispiel bietet *Aquilegia*, das noch klarer und besser sich darstellen wird, wenn wir einmal eine gute Monographie der Gattung in ihrem ganzen Umfang besitzen werden. Die Verbreitung der schönen Ranunculacee überdeckt die Holarktis, umgeht die ausgeprägten Xerophytengebiete und bleibt auch der Polargegend fern; nur am Behringsmeer schließt sich der bekannte Bogen von Asien herüber zu Amerika. In Hochasien gibt es spornlose (*Aquilegia ecalcarata*), kurzgespornte (*A. glandulosa*) und langspornige Arten; in Amerika wiegen gerade Sporne vor, die je weiter südwärts um so länger werden und in Mexiko bei *Aquilegia Skinneri* und Verwandten bekanntlich eine ganz ungewöhnliche Länge erreichen. In Europa dagegen finden sich neben den geraden auch Sporne mit Krümmung am Ende, also Blüten vom Typus der *Aquilegia vulgaris*, die Zimmeter[1]) überhaupt als Stammart, als »Mutterpflanze« der übrigen europäischen Arten ansehen will. Für diese Spezies, die zum Teil schon als Oreophyten bezeichnet werden müssen, findet der Monograph die Heimat in den Alpen. »Als Bildungsherd dürfen wir sicher das Alpengebiet annehmen«[2]). Er gibt für den wahrscheinlichen Gang der Artablösung eine ins einzelne führende Hypothese. Dabei entgeht es ihm nicht, daß »auf der einen Seite des Verbreitungsgebietes sämtliche Formen mit hakig gebogenen Spornen sich finden (östliche Hälfte), während auf der anderen Seite sich die Formen mit geradem Sporne finden, die ein mehr westliches Gebiet okkupieren; beide Formen greifen natürlicherweise in ihren Verbreitungsbezirken in der Mitte, also speziell in den Alpen, in einander.« Dem gegenüber sind die Arten Asiens noch unzureichend studiert. Daß dort morphologisch sehr einfache Spezies wie auch oreophile vorkommen,

1) Zimmeter, Verwandtschaftsverhältnisse und geographische Verbreitung der in Europa einheimischen Arten der Gattung *Aquilegia*. Steyr 1875, S. 59.

2) l. c. p. 63.

ist jedoch sicher. *Aquilegia nivalis* lebt im Himalaya bei 3—4000 m; *A. ecalcarata* sammelte zuerst Przewalski im Lande der Tanguten oberhalb 3000 m; im pazifischen Amerika wächst *A. caerulea* in der kalifornischen Sierra Nevada noch bei 4000 m. Das genetische Verhältnis dieser oreophytischen Arten zu den Spezies niederer Lagen scheint bei *Aquilegia* ein relativ einfaches zu sein. Die übrigen hergehörigen Gattungen zeigen stärkere Differenzierung, bieten eine größere Formenmenge, sind also für das Studium zunächst weniger durchsichtig.

Die erste nach modernen Gesichtspunkten untersuchte davon ist *Saxifraga*[1]) gewesen; sie erhält auch deshalb besondere Bedeutung für unsere allgemeineren Fragen, weil gerade ihre Verbreitungserscheinungen auf Englers Ansichten über die Entwicklung der Gebirgsfloren wichtigen Einfluß geübt haben. Die Abtrennung der Gattung *Saxifraga* von ihren Verwandten ist an einigen Stellen willkürlich und wird daher verschieden durchgeführt. Sicher ist jedenfalls, daß sie mit mehreren Formenkreisen der *Saxifraginae* in phyletischem Verbande steht, so daß bei genetischen Fragen diese nächstverwandten Genera nicht außer acht gelassen werden können. Dies vorausgeschickt, sei daran erinnert, daß Engler in der Gattung sechs Grundtypen[2]) unterscheidet: zwei davon sind für den europäischen Anteil der Holarktis von großer Bedeutung, die übrigen zeigen stärkere Entwicklung in Asien oder Nordamerika. Das mutmaßliche Schicksal seines dritten Grundtypus[3]) ist typisch für die Geschehnisse in zahlreichen anderen Formenkreisen: er zeigt gleichzeitige Entfaltung in Europa (mit den Sektionen *Robertsonia*, *Porphyrion* und *Euaizoonia*), in Hochasien (mit *Trachyphyllum*), während *Kabschia* hier wie dort vertreten ist. Beim vierten Grundtypus[4]) hat sich der Typus der *Saxifraga sibirica* und *S. cernua* von Hochasien und Südsibirien her besonders nordwärts ausgestaltet, alle übrigen Sektionen sind in Europa zu einer »außerordentlichen Entwicklung gelangt, welche teilweise noch nicht abgeschlossen scheint.« Die vorstellbare Abgliederung der einzelnen Formenkreise ist von Engler näher auf S. 69 dargestellt. Dabei fällt es auf, daß gegenwärtig ein starker Prozentsatz der Arten im Mittelmeergebiet entwickelt ist; es werden daher diese Saxifragen zum Teil später noch zu erwähnen sein, wenn die Beziehungen der Alpenkette zu diesen mehr meridionalen Teilen Europas darzulegen sind.

Neben dem Nachweis solcher starken Selbständigkeit Europas in der Ausbildung oreophytischer Saxifragen zeigt Engler mit aller Klarheit die doppelte Bereicherung der Arktis, vom hohen Asien her über Sibirien

1) Engler, Monographie der Gattung *Saxifraga* L. Breslau 1872; *Saxifraga*, in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. 2a (1891) 52.

2) Engler, Monographie der Gattung *Saxifraga* L., S. 67.

3) Engler l. c. S. 68.

4) Engler l. c. S. 68.

(S. 64, 71) und von Europa über die subarktischen Inseln (S. 64). Weiter kennzeichnet er als »Entwicklungszentren zweiter Ordnung« des alten Saxifragen-Stammes den Himalaya, die sibirischen Gebirge, die japanischen Inseln und Nordamerika, das früher mit dem östlichen Asien enger verbunden war. Seit der Festsetzung dieser vier Entwicklungsgebiete ist durch die Aufschließung des östlichen Hochasiens eine stärkere Verkettung zwischen ihnen erwiesen worden. Westchina hat vollen Anteil an der damals nur japanischen Sect. *Diptera*, es besitzt auch zahlreiche endemische *Hirculus*, es hat etwa ein halbes Dutzend neue *Boraphila* geliefert — also Arten jener Sektion, die Ostasien mit dem pazifischen Amerika nahe verbindet[1]) — es birgt endlich eine neue Sektion *Tetrameridium* von sehr eigentümlichen Eigenschaften. Im nördlichen China hat sich eine gleichfalls isolierte Art als Vertreterin einer besonderen Sektion (*Astilboides*) feststellen lassen. Damit ist im Wesen seiner *Saxifraginae* das östliche Asien viel vergleichbarer mit Nordamerika geworden, wo ja schon lange eigenartige Vertreter bekannt waren (*Boykinia*, *Peltiphyllum—Heuchera*, *Mitella*, *Tiarella*, *Tolmiea* usw.). Engler meint von diesen Pflanzen Nordamerikas, dem »sechsten Grundtypus«: seine »Ausbildung zu Formen, welche jetzt eine geringere Verwandtschaft mit einander zeigen, außerdem die ziemlich geringe Anzahl der noch vorhandenen Arten läßt auch auf ein größeres Alter schließen«[2]). Ähnlich setzt er für die Sect. *Diptera* fest, ihr Typus »muß einer der ältesten sein, wegen seiner geringen Verwandtschaft mit den anderen und wegen seines isolierten Vorkommens auf Japan, einer schon seit langer Zeit vom Festland getrennten Insel«. Das zweite Argument gilt heute nicht mehr in dem selben Sinne, den ihm Engler geben konnte. Wir haben über das Vorkommen der *Diptera* manche neue Daten gewonnen, vor allen Dingen aber auch etwas hinzugelernt über die Ökologie dieser Pflanzen. Wir wissen jetzt, daß die Arten dieser altertümlichen Sektion durch das ganze innere China bis in den äußersten Süden vorkommen und wahrscheinlich in die Bergländer des nördlichen Hinterindiens hinüberreichen. Wir wissen ferner, daß sie wie die neue Sektion *Astilboides* nicht eigentlich hoch steigende Bergpflanzen enthält, sondern in relativ niederen, im Süden sogar fast tropischen Zonen lebt. Es sind Gewächse vom ökologischen Wesen eines *Aceriphyllum* in Korea, einer *Fauria* in Japan, eines *Peltiphyllum* oder mancher *Heuchera* in Nordamerika. In ihrer Heimat finden sie ihr Seitenstück in den stattlichen großlaubigen *Bergenia* und in *Chrysosplenium macrophyllum*. Sie alle aber gehören zu der altertümlichen Stammflora der *Saxifraginae*, deren Glieder noch nicht oreophytisch die tertiäre Holarktis bewohnten und auch das andine Gebiet überzogen. Ihr Areal ist heute zerrissen, wie das von *Hepatica* usw.: die

1) Engler l. c. S. 70.
2) Engler l. c. S. 71.

umfänglichsten Reste bergen China, Japan, Nordamerika; in Europa sind es Formen wie *Zahlbrucknera* oder manche *Tridactylites*[1]), die ihr Gedächtnis bewahren. Fast überall hat dieser Stamm gewisse Oreophyten hervorgebracht: und ehe die Eiszeiten große Wanderzüge veranlaßten und manchen Austausch zu wege brachten, waren es in jedem Gebiete besondere, so wie wir es gegenwärtig etwa noch bei den *Carex* § *Ferrugineae* konstatieren. Wenige wurden es in Nordamerika, zahlreiche in Hochasien (besonders viele bei *Hirculus*, *Boraphila* und *Trachyphyllum*), einige in Vorderasien, zahlreiche auf den Alpen. Nur wiederum in Japan zeigt sich keine Spur davon (s. S. 16): ein Beweis für die Jugend seines Hochgebirges, den die übrigen oreophil befähigten Gattungen der holarktischen Flora wiederholen.

Er kehrt z. B. wieder bei *Gentiana*. Diese wichtige Gattung unserer Alpenflora ist, wenn man will, der gesamten Tribus der *Saxifraginae* in ihrer Verbreitung homolog. Ja, ihre Ausdehnung auf Malesien und Australien, sowie die starke Entfaltung in Südamerika lassen für sie einen noch früheren Aufschwung vermuten, wenigstens wenn man *Gentianella* im Rahmen der Gattung beläßt. Aber auch bei der Beschränkung auf *Eugentiana* findet sich vieles wieder, was bei den *Saxifraginae* entgegentrat. Sehr altertümliche Endemiten wachsen am östlichen Rande Hochasiens und den ostwärts anschließenden Landschaften: bei *Gentianella* die Sektionen *Imaicola*, *Stylophora* und *Megacodon*, bei *Eugentiana Otophora, Stenogyne* und *Isomeria*. Meistens sind es breitblättrige Pflanzen, die oftmals unterhalb der Baumgrenze wachsen. Der *Otophora* stehen nahe die prächtigen *Coelanthe* des alpinen Systems. Diese hochwüchsigen Arten finden bei den europäischen Saxifragen keine Parallele, sie zeugen von einer stärkeren Widerstandskraft und größeren Zähigkeit im Gentianenstamm; jedenfalls sind es sehr ursprüngliche Formen. *Otophora* und *Coelanthe* gelten als die primitivsten Gentianen, die wir besitzen. Beide müssen uralt sein, ihre Ursprünge verlieren sich im Dunkel[2]). Auf den sehr einfachen Bau der Blüte bei ihnen hat Huxley schon hingewiesen. *Gentiana lutea* besitzt keine »Kronfalte«, *Otophora* eine sehr unbedeutende; das ist wie bei *Gentianella*, wogegen sich die Blattaderung durchaus an *Eugentiana* anschließt. Der ganze Komplex dieser Arten entspricht also etwa den hochwüchsigen, morphologisch einfacheren Typen der *Saxifraginae* und ist zur arktotertiären Stammflora zu rechnen, hat aber ebenso wie etwa *Saxifraga* Sect. *Diptera*, keine extremeren Oreophyten zu erzeugen vermocht und ist deshalb für die eigentliche Alpenflora von geringer Bedeutung geblieben. Eine viel stärkere Befähigung in oreophiler Hinsicht schreibt Kusnezow in seiner vorzüglichen Monographie der Sect. *Pneumo-*

1) Vgl. A. Béguinot über *Saxifraga petraea*, in Atti Acc. Venet. trent.-istr. II (1905) 81—96.

2) Kusnezow, Subgenus *Eugentiana* Kusnez. generis *Gentiana* Tournef. — Act. Hort. Petrop. XV (1896—1904) 152, vgl. auch 57, 75, 76.

nanthe Neck. zu. Dieser Formenkreis wäre nach ihm[1]) der gemeinsame genetische Grundstock mehrerer Sektionen, die gerade der Bergflora starke Beiträge zugeführt haben; lehrreicherweise sind von diesem »Fundamente« gewisse Bestandteile noch heute vorhanden, wenn auch in ähnlicher Weise disjunkt wie etwa die Arten von *Hepatica*[2]). Trotzdem hat sich eine günstige Plastizität erhalten, wie an dem paarweisen Vorkommen platyphyller und stenophyller Formen ersichtlich wird. Kusnezow weist das Bestehen dieser geographischen Homologien[3]) in folgender kleiner Tabelle nach:

	Westl. Paläarkt. (Europa, Westas.)	Östl. Paläarktis (Ostasien)	Westl. Nearktis (Pazif. Nordam.)	Östl. Nearktis (Atlant. Nordam.)
breitblättrig	*asclepiadea*	*scabra* *sikokiana*	*spathacea*	*Andrewsii* *alba*
schmalblättrig	*pneumonanthe*	*triflora*	*affinis* *adsurgens*	*linearis* *puberula* *angustifolia*
oreophil	Gruppe *septemfida*		Gruppe *calycosa*	
	| *Thylacites* und *Cyclostigma*	| *Frigida* *Stenogyne* (*Crawfurdia*)		

Ein wesentlicher Unterschied gegenüber *Saxifraga* liegt also in der geringeren Differenzierung des Grundtypus, der noch in allen vier »sekundären Entwicklungszentren« erkennbar auf die Gegenwart gelangt ist. Im übrigen aber besteht in der Selbständigkeit der einzelnen Gebirgssysteme als Erzeuger gesonderter Oreophytenstämme eine unleugbare Übereinstimmung. Hochasien hat seine zahllosen *Frigida* und *Chondrophylla*, das alpine System *Thylacites* und *Cyclostigma*. Glaziale Arealausdehnung ist wie bei so manchen *Saxifraga* und *Pedicularis* auch für die Enzianen ein wichtiger Faktor des jetztzeitlichen Zustandes geworden. Arten wie *Gentiana prostrata*, *G. verna*, (auch *G. tenella*) verdanken ihr das heute so weite Gebiet ihres Vorkommens, gerade wie *Saxifraga hirculus* oder *S. aizoon*.

Wie neben Steinbrech und Enzian in jedes Bild von echt alpinem Pflanzenleben die Primeln ihre bunten Farben bringen, so steht für unsere Fragen die Gattung *Primula* und ihre Verwandtschaft[4]) zur Seite von *Saxi-*

1) Kusnezow l. c. S. 153.

2) Vgl. Kusnezow, Subgenus *Eugentiana* Kusnez. generis *Gentiana* Tourn. — Acta Hort. Petrop. XV. 1 (1896) 109 und Tab. 1.

3) Kusnezow l. c. 119.

4) Vgl. Pax u. Knuth, *Primulaceae* in Pflanzenreich IV (1905) 237.

fraga und *Gentiana* an bevorzugter Stelle. Wie bei *Saxifraga* wird der Einblick um so tiefer, je weiter wir Umschau halten. Suchen wir die genetische Wurzel des reichen Stammes der Primeln, so treffen wir auf einen Grundstock, den sie mit *Androsace* gemein haben. Und bewerten wir ihre Merkmale an der ganzen Ausdehnung ihrer Variationsbreite, so überzeugen wir uns, daß auch Genera wie *Soldanella* dem gleichen großen Verwandtschaftsbunde angehören. Geographisch erstreckt er sich lange nicht so weit wie *Gentiana*, auch kaum so weit wie die *Saxifraginae*. Aber Typen wie *Ardisiandra* in Afrika und *Stimpsonia* im östlichen China weisen doch darauf hin, daß dem Urstamme auch tropische oder subtropische Gebüschpflanzen entsprossen sind. Daran erinnern wir uns, wenn wir das ökologische Wesen derjenigen *Primulinae* erfassen, die morphologisch noch einfacherem Plane entsprechen. Es sind dies *Primula* § *Sinenses* und *Androsace* § *Pseudoprimula*. Sie berühren sich überaus nahe; sie bilden den labilen Grundtypus der beiden auch für die Alpenflora so wichtigen Genera und haben beide den Schwerpunkt ihrer Verbreitung im ostasiatischen Gebiete[1]). Viele ihrer Arten sind noch keine wirklichen Gebirgspflanzen: *Primula sinensis* wächst an Felsen bei Ichang (etwa 50 m), *P. Paxiana* in Schantung (300 m), *Androsace rotundifolia* im Himalaya bei 1000 m, *Androsace saxifragifolia* Bge. (in Indien von der Ebene bis 1300 m). Die Sektion *Sinenses* ist auch in Japan noch gut vertreten. Kurz sie gibt ein Stück der arktotertiären Stammflora wieder. Bei diesen *Primulinae* sehen die Autoren den Ausgangspunkt für die Ableitung der übrigen Sektionen, die nun überreich sind an Oreophyten. Verschieden ist der Ort ihrer Entstehung gewesen, verschieden auch die Art und Weise, wie sie vom Höhenklima geformt wurden. Wie der Zusammenhang zwischen den subtropischen Kräutern und den Formen der inneren Hochlagen sich herstellen kann, davon gibt die kleine Sektion der *Primula* § *Monocarpicae* ein gutes Beispiel. Die Arten wachsen zum Teil in mäßiger Meereshöhe als Ackerunkräuter in Südchina, z. B. bei Tali, 2050 m, und Möng-tse, 1500 m. Aber noch in Kansu mit seinem extremen Höhenklima fand GRUM-GRSHIMAILO eine Spezies an Bergabhängen, die in den Blattachseln leicht abfällige Knospen hervorbringt (*Primula gemmifera* Batalin): also wie es gewisse Steinbreche in unwirtlichen Gebieten tun. An dem riesenhaft ausgedehnten und reich gegliederten Ostrande Hochasiens nimmt die Formentfaltung der Primeln den größten Umfang an. Dort sind von *Primula* endemisch die Sektionen § *Monocarpicae*, § *Petiolares*, § *Bullatae*, § *Soldanelloideae*, § *Capitatae*, § *Tenellae*, § *Omphalogramma*. Mehrere andere haben in Ostasien die größte Summe der Arten, den Kern der Verbreitung und besitzen dort anscheinend den Schwerpunkt ihrer gegenwärtigen Entwicklung; das gilt von § *Sinenses*, § *Caro-*

[1]) PAX in PAX u. KNUTH, *Primulaceae* (in Pflanzenreich IV. 237) 19, 173.

linella, § *Callianthae*. Es gilt auch von § *Cankrienia*[1]), die wie die *Sinenses* zu den älteren Typen gehört, und die in den indosinischen Bergländern sowohl mit montanen wie mit oreophilen Arten vertreten ist. Eine ihrer ausstrahlenden Art ist dann die bekannte *Primula imperialis* im westlichen Java, die durch nahe Verwandte in Hinterindien Anschluß gewinnt. Ferner gibt es eine Art in Japan (*P. japonica*), und zwei Arten in den oberen Zonen der Rocky Mountains von Idaho bis Arizona und Neumexiko.

So wiederholt also das östliche Hochasien an der Entwicklung von *Primula* die Erscheinungen der *Saxifraginae* und von *Gentiana*: in der Erhaltung ursprünglicher Typen und der Formung zahlreicher endemer Oreophyten. Auch Japan verhält sich in allen dreien gleich, indem die Ursprungstypen zwar vorhanden sind, oreophile Bildungen jedoch fehlen: entsprechend ist bei *Primula* die Sektion *Sinenses* vertreten, an welche die japanischen *Fallaces*[2]) wohl ihren nächsten Anschluß finden. In den Alpen Europas dagegen zeigt sich bei *Primula* klarer als irgendwo das Fehlen — oder der Untergang — der Stammformen selbst, ihr Fortleben aber in den oreophytischen Abkömmlingen. Die Sektion, die unsere Alpen mit der Fülle ihrer schönblütigen Arten beherrscht, *Auricula*, findet sich nur noch auf den Pyrenäen, im Karpathensystem, an einzelnen Punkten Italiens und der Balkanländer, kurz es ist ein rein alpiner Typus. Er muß in Europa entstanden sein, so gut, wie etwa die monotypische Sektion *Sredinskya* (*Primula grandis* Trautv.) sich auf dem Kaukasus gebildet hat. Der Stellung von *Auricula* innerhalb der Gattung läßt sich die selbe Unabhängigkeit nachrühmen, die den *Euaizoonia* bei *Saxifraga* oder den *Thylacites* bei *Gentiana* zukommt.

Wenn aber *Primula* § *Auricula* alles Anrecht hat, unter den ausgezeichneten Bildungen verzeichnet zu werden, die unsere Alpen parallel zu Hochasien hervorgebracht haben, so muß doch neben ihr stets auch *Soldanella* genannt sein. Denn *Soldanella* ist eine ebenfalls höchst charakteristische Erscheinung im alpinen System, und streng darauf beschränkt im Areal fast genau mit den Aurikeln im Einklang. Ihre Parallele in den indosinischen Gebirgen findet sie im *Omphalogramma-Bryocarpum*-Kreis. *Omphalogramma* steht noch in näherer Beziehung zu *Primula*; Pax zieht sie sogar hinein[3]). Es ist unsicher, wie die Dehiscenz der Kapsel verläuft, aber daß darauf jedenfalls kein ausschlaggebender Wert gelegt werden kann, habe ich schon früher gezeigt, als ich *Pomatosace* erwähnte, die ja reduzierten *Primula*-Formen nahekommt[4]) und mit den sogen. *Soldanellinae* phyletisch nichts zu tun hat. *Omphalogramma*, *Bryocarpum* und *Sol-*

1) Vgl. Pax in Pax u. Knuth, *Primulaceae* (in Pflanzenreich IV. 237) 124.
2) Pax in Pax u. Knuth, *Primulaceae* (in Pflanzenreich IV. 237) 32.
3) Pax in Pax u. Knuth, *Primulaceae* (in Pflanzenreich IV. 237) 108.
4) Diels in Englers Bot. Jahrb. XXXVI. Beiblatt Nr. 82 (1905) S. 142.

danella stimmen in dem Vorkommen sehr armblütiger Schäfte, der Neigung der Kronsegmente zu Zerschlitzung, in der schmalen Kapsel mit oft flachen Samen. *Omphalogramma* und *Bryocarpum* stehen sich recht nahe, die gelbe Blütenfarbe von *Bryocarpum* tritt auch an dem Korollentubus von *Omphalogramma* zutage.

Eine Konvergenz ihres Areals mit *Primula* § *Auricula* und *Soldanella* läßt endlich *Gregoria* feststellen, nur daß sie sich südwestwärts bis zur Sierra Nevada erstreckt, andererseits aber im Karpathensystem und den sämtlichen Balkanländern fehlt; wie weit diese Differenzen auf glazialen Schicksalen beruhen, bleibe hier dahingestellt[1]). Wie *Soldanella* zum *Primula*-Typus sich verhält, so steht *Gregoria* vielleicht zu *Androsace*.

Die allgemein genetischen Grundlagen der Gattung *Androsace*, die auf Grund der neueren Funde in Ostasien eine befriedigende Klarstellung erfahren haben, wurden S. 21 bereits nachgewiesen. Die Sektion *Pseudoprimula* erscheint danach wie ein gemeinsames Fundament beider Genera. Dementsprechend finden sich die primitiven Formen und solche Arten, die sich unmittelbar an *Pseudoprimula* anschließen, innerhalb der Sektion *Chamaejasme* ebenfalls noch in Ostasien (z. B. *Androsace mirabilis* Franch). Es ist leicht möglich, daß auch andere Gebiete derartige Formen besaßen, aber die Geringfügigkeit submontaner Formen in Europa, die schon bei *Primula* auffällt, besteht auch bei *Androsace*. Es scheint eben die Gestaltungskraft bei *Androsace* sich frühzeitig gerade in der Hervorbringung extremer Oreophyten betätigt zu haben. Dadurch gewinnt sie andererseits hohen Wert, die weite Verbreitung der Gattung verständlich werden zu lassen. Überall hat der Typus *Aretia*-Formen erzeugt: im Himalaya, im Pamir, in Tibet, in der Arktis, in den Alpen, den Pyrenäen. Ja, es gibt bei ihr solche aretioide Gestalten, für welche die Systematiker noch Verbindung mit typischen Formen im Rahmen der selben Spezies nachweisen können, z. B. *A. mucronifolia* Watt var. *uniflora* Knuth, *A. obtusifolia* Gaud. var. *aretioides* Gaud. usw. Gerade die Sektion *Chamaejasme* zeigt durch ihre Plastizität mit besonderer Klarheit den Werdegang obligater Oreophyten. Sie wirft daher auch ein Licht auf die Entstehung der *Dionysia*-Arten, welche, an die Sect. *Floribundae* und *Dionysiopsis* anschließend[2]), den Typus der *Primulinae* in den dürren Gebirgen Persiens bis zur Gegenwart festzuhalten vermögen, während sonst dort die ältere Oreophytenflora wohl starke Verluste erlitten hat[3]).

In *Pedicularis* endlich liegt eine der arktotertiären Gattungen vor, die durch ihre geringe Ausdehnung in niedere Breiten, ihre starke Befähigung zur Oreophilie und nicht zuletzt durch das sorgfältige Studium,

1) Vgl. Engler, Entwicklungsgeschichte I. 100, 101.

2) Pax in Jahresb. Schles. Ges. vaterl. Kultur 1909.

3) Engler, Entwicklungsgeschichte I. 85.

das ihre Gliederung erfahren hat[1]), zur Klärung genetischer Fragen gut geeignet scheint. Schon vor 30 Jahren, als von dem wichtigen Material aus China das meiste noch nicht bekannt war, hat ENGLER gerade *Pedicularis* ausführlicher benutzt[2]), um zu erweisen, »welchen Wert gut durchgearbeitete Monographien einzelner Gattungen haben«. Seitdem ist der Einblick in die Mannigfaltigkeit, Gliederung und Verbreitung der Gattung noch wesentlich mehr vertieft worden. Von vornherein wirkt es daher günstig, wenn bei ihr zahlreiche Übereinstimmungen mit den zuletzt studierten Formenkreisen sichtbar werden. Als ältesten Typus der Gattung betrachten sowohl MAXIMOWICZ wie PRAIN die *Anodontae*[3]), bei denen an der Röhre der Korolla das Längenwachstum mäßig bleibt, der Helm ungeschnäbelt ist und vorn meist keine Zähne trägt. Sie enthalten die Gruppe der *Acaules* (bei MAXIMOWICZ unter Ser. 24 *Sceptra*), welche in ihrer Ökologie zumeist sich wie eine zarte arktotertiäre Waldpflanze verhält und heute eine entsprechend starke Disjunktion des Areales aufweist. Sie kommt in einem reliktenreichen Bezirk der Südalpen vor (mit *P. acaulis*), dann kennen wir sie wieder aus Mittel- und Nord-China, sowie aus Japan in milden Gegenden (*P. Artselaeri*). Sie hat aber im östlichen Himalaya auch einen Oreophyten erzeugt, die *P. Regeliana*, die in Sikkim bei 3—4000 m über dem Meere wächst. Diese Höhenart verhält sich zu den Sektionsgenossen also ähnlich, wie die *Primula vaginata* Watt (Sikkim, 3000 m) zu ihren Schwesterarten der *Primula* § *Sinenses*.

Neben den *Acaules* enthält MAXIMOWICZ' Serie der *Sceptra* einige Formenkreise, die eine ähnliche Brücke zwischen Ostasien und dem pazifischen Nordamerika herstellen wie bei *Aconitum* die Subsect. *Palmata*, und die mit *Pedicularis sceptrum* von dorther die weite Verbreitung in dem subarktischen Gebiete gewonnen haben dürften. In der gleichen Nachbarschaft läßt sich wohl die Abzweigung der Serie der *Hirsutae* suchen, die heute ebenfalls mehrere Hekistothermen der Zirkumpolargebiete enthält. Die Alpen haben zwei interessante Reihen in dieser Sektion entwickelt: mit dem Kaukasus gemeinsam die noch schwächer oreophytischen *Foliosae*, selbständig — mit Einschluß der Balkanländer und Karpathen — die *Roseae*, welche aus sehr entschiedenen Oreophyten sich zusammensetzen.

In Hochasien, das wir ja längst als Erzeuger polymorpher Oreophytenstämme kennen, gehören die Oreophyten der *Anodontae* fast alle zu den

---

1) MAXIMOWICZ in Bull. Acad. St. Petersb. XXIV. (1877) 26; XXVII (1881) 425 und besonders XXXII (1888) 515 ff. (Mél. biolog. X. 80; XI. 278; XIII.); D. PRAIN, The Species of *Pedicularis* of the Indian Empire and its Frontiers. Ann. Roy. Bot. Gard. Calcutta III (1891) 1—196.

2) ENGLER, Entwicklungsgeschichte I (1879) 135.

3) Im folgenden nehme ich die Sektionen in der Fassung von PRAIN, die Reihen aber nach dem System von MAXIMOWICZ, weil die PRAINschen Serien für unsere Zwecke zu eng begrenzt und zu zahlreich sind.

oppositifolien Reihen (»*Verticillatae*« Maxim. zum Teil[1]), die Prain wohl mit Recht als die später entwickelten auffaßt. Es sind da vor allem die *Verticillatae* mit sehr zahlreichen Arten vertreten, von denen *P. verticillata* selbst wohl erst zur Glazialzeit weitere Verbreitung gewonnen hat; in Amerika beschränkt sie sich noch heute auf den äußersten Norden. Ferner aber sind mehrere *Cheilanthifoliae* in den indosinischen Gebirgen zuhause, und auch die *Caucasicae* kommen (mit freilich etwas aberranten Typen, *P. mollis*, *P. Kingii*, *P. fragilis*) dort vor, beide aber verbreiten sich in den Gebirgen Mittelasiens, gehen sogar durch Turkestan und Persien bis nach dem Kaukasus und Kleinasien.

Die Sektion der *Bidentatae* entfaltet sich besonders in Europa, Mittelasien und Amerika, gibt aber in den Alpen kaum oreophile Formen ab und verrät auch im östlichen Hochasien keine entschiedene Neigung nach dieser Richtung. Manche Formen der *Superbae* wachsen in tieferen Gebirgslagen. *P. rex*, die über 1 m Höhe erreicht, findet sich auf den Khasia-Bergen bei nur 1500—1800 m, und bewohnt auch im südwestlichen China die Mittelgebirge. Der Zusammenhang der Gruppe mit den *Anodontae* ist klar, aber man muß Prain[2]) beipflichten, wenn er in ihr eine Seitenlinie sieht, die schon in ihrem ökologischen Charakter gewisse Besonderheiten erkennen läßt.

In dieser Hinsicht bleibt dem Wesen der *Anodontae* treuer die wichtige Sektion der *Rhyncholophae*. Ausgezeichnet ist sie durch die Zersplitterung ihres Areales und seine engen Beziehungen zwischen Ostasien und Nordamerika. Die Alpen und ihre Tributäre enthalten nur die einfacheren Formen der Gruppe, nämlich die stark oreophil beanlagte Reihe der *Rostratae*, die auch auf dem Kaukasus (*P. Nordmanniana*) und am ganzen östlichen Rande Hochasiens mit mehreren Arten vorkommt, die zum Teil den europäischen noch recht nahe stehen. Für seine *P. albiflora* von Sikkim findet Prain die nächste Verwandte in unserer ostalpinen *P. asplenifolia*. Es liegt darin eine ganz interessante Parallele zur Sektion *Kabschia* bei *Saxifraga;* wie dort gewinnt die Polymorphie weitaus den größten Umfang in den Alpen; in Hochasien dagegen scheint die Zahl der Arten gering, vermutlich daher, weil dort so viele progressive Formen der selben Phyle sich ausbreiteten und den Wettbewerb verschärften. Die Blütenspezialisierung, worin der Fortschritt liegt, vollzog sich im Verbande mit Nordamerika, so daß indosinisch-amerikanische Verknüpfungen hier noch heute ganz unverkennbar offenliegen. Schon die *Resupinatae* in Maximowicz' Fassung geben dafür ein klares Zeugnis. Der Formenkreis der *P. carnosa* Wall. überzieht die indosinischen Gebirge vom nordwestlichen Indien bis Yünnan. Er setzt sich in Ober-Birma fort durch *P. Collettii*,

1) Vgl. Prain in Ann. Roy. Bot. Gard. Calcutta III. 22, 48.

2) Prain l. c. III (1891) 20.

dessen »natürlichste Verwandten« die »japanische *P. yezoensis* und die amerikanische *P. lanceolata*« sind[1]). Die nordasiatische *P. resupinata*, die sich südlich übrigens bis Mittel-China erstreckt, steht gleichfalls zu jener *P. lanceolata* des atlantischen Amerika in naher Verknüpfung. Und mit *P. racemosa* nimmt auch das pazifische Nordamerika an diesem Formenkreise teil. Prain[2]) betont ferner den Parallelismus der *P. lachnoglossa*, die von Sikkim bis Yünnan reicht, zur oreophilen *P. Parryi* des pazifischen Nordamerika. Ebenso findet die stattliche *Pedicularis excelsa* von Sikkim durch die *P. Viali* von Yünnan einen deutlichen Übergang zu der sehr vervollkommneten Reihe der *Surrectae*, die im pazifischen Nordamerika ihre Hauptentwicklung äußert und von dort die Anden bis Peru begleitet, während sie gleichzeitig in der arktischen Region sich ostwärts bis Labrador und Grönland ausgebreitet hat.

Aus der Abteilung der *Rhyncholophae* müssen die *Longirostres* (*Orthorhynchae* Prain und *Siphonanthae* Prain) als zwei letzte und höchste Spezialisierungen hervorgegangen sein. Die Überleitung scheint morphologisch angedeutet in den *Oliganthae* Franch. und den quirlblättrigen *Myriophyllae*[3]). Auch geographisch zeigen diese schon die Beschränkung auf Asien, wo die *Oliganthae* in Westchina, die anderen in den kaukasisch-armenischen Hochgebirgen (*P. crassirostris*), auf den Ketten ganz Hochasiens, mit einigen Formen auch in Dahurien, Nordchina, Japan und Kamtschatka vorkommen. Die echten *Longirostres* drängen sich fast gänzlich zusammen auf Hochasien und seine Randlandschaften, nur eine Art hat noch den Elburs erreicht. Da wachsen sie in milden Bergwaldungen wie auf den rauhen Hochgebirgen, die Zahl ihrer indosinischen Oreophyten ist höchst beträchtlich, Prain schätzt ihren Anteil an der *Pedicularis*-Flora des Himalaya und Chinas mit etwa 35 % wohl noch zu niedrig. In Amerika und Europa fehlen sie gänzlich, bilden also ein Seitenstück zu den S. 21 erwähnten Sektionen von *Primula*.

Die räumliche Beschränkung der morphologisch am stärksten progressiven Sektion auf das kleinste Gebiet, die Ausdehnung des Wohnbezirkes beim Herabgehen der morphologischen Höhe, bis zu der maximalen Verbreitung der am geringsten spezialisierten *Anodontae* gibt uns Veranlassung genug, in der Gliederung und Verbreitung von *Pedicularis* einen Beweis dafür zu sehen, daß die Partialgebiete der Holarktis gemeinsame Stämme zu verschiedener Höhe entwickelt haben und daß dies auch für ihre Oreophyten-Flora zutrifft. Wenn also Prain[4]) gerade diese Gattung benutzt, das gegenwärtige Wesen jener Gebirgsfloren im Sinne der

---

1) Prain l. c. III (1891) 50, 160.
2) Prain l. c. III (1891) 155.
3) Prain l. c. III (1891) 20.
4) Prain l. c. III (1891) 40 ff.

bekannten Forbes-Hookerschen Hypothese[1]) — selbst nach ihrer kritischen Beleuchtung durch Christ[2]) — erklären zu wollen, so konnte er keinen minder geeigneten Griff tun. Das Ausgangsgebiet von *Pedicularis* sucht er in der Arktis und stellt sich vor, dort hätte das Medium ungefähr dem der jetzigen Zirkumpolarländer entsprochen[3]). Die Formen wären anfangs meridional in vier Zügen nach Süden gewandert: nach Amerika, Europa, Sibirien und Japan. Neue Lebensumstände unterwegs hätten die Neigung zur Variation befördert. Später hätten sich jene radialen Zuglinien etwas verwischt durch Austausch bei dem postglazial notwendig gewordenen Rückzug. Durch die entsprechenden Anpassungen wären lokale Färbungen entstanden, besonders in den einzelnen Gebirgen; diese Tönungen wären auch bei der Rückwanderung nicht ganz verloren gegangen. Am ehesten sei die Kontinuität der Bedingungen in den Ländern des arktischen Zirkels gewahrt geblieben, deshalb sei dort zuerst wieder ein Gleichgewichtszustand erreicht worden, und daher wäre im allgemeinen die heutige Zirkumpolarregion ärmer an Formenzahl, diese Formen seien altertümlicher in ihrer Struktur; dasselbe gälte von den Provinzen in ihrer Nähe, wenn man sie mit den weiter entlegenen vergleiche. Grundlagen für diese Vorstellungen findet Prain in einer mühsam gewonnenen Statistik, die im Grunde nichts weiter bekundet wie den lokalen Polymorphismus, und daher die numerische Überlegenheit gewisser Formenkreise in gewissen Ländern. Mit Statistik läßt sich in genetischen Fragen eben nicht auskommen, wo die Stimmen gewogen, nicht gezählt sein wollen. Näher betrachtet, fehlt der Annahme von meridionaler Wanderung einer arktischen Flora jede Stützung. Wir haben kein Anzeichen dafür, daß um den Nordpol herum die Plastik der Kontinente sich seit dem Tertiär sehr wesentlich verändert hätte. Wenn also heute die Mehrzahl aller arktischen Pflanzen eine ausgeprägt gürtelförmige Latitudinal-Verbreitung zeigt, wie können die Ahnen von *Pedicularis* streifenmäßig meridional gewandert sein, zumal sie an ähnliche Bedingungen gewöhnt gewesen waren, wie jene? Wie kommt es, daß gerade an ökologisch von der Arktis so abweichenden Lokalitäten, wie es die Laubwälder Insubriens oder die von Mittelchina sind, so archaische Typen wohnen, wie die *Anodontae* § *Acaules* und dazwischen nirgendwo anders? Wie läßt es sich verstehen, daß in der Arktis, wo doch nach Prain[4]) »die Formen noch natürliche Bedingungen erfahren, so wie sie wahrscheinlich walteten, ehe die Gattung ihre erste Wanderung begann«, die Bestäubung der *Pedicularis*, die ihr Blütenbau voraussetzt, oft gar nicht vollzogen werden kann, weil die entsprechenden Insekten fehlen[5])? Wie erwarben dort

1) J. D. Hooker in Transact. Linn. Soc. XXIII. 253.
2) Christ in Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. Zürich XXII (1867) 11 ff., 57.
3) Prain in Ann. Bot. Gard. Calcutta III (1891) 40, 41, 55.
4) Prain l. c. III (1891) 55.
5) Knuth, Handb. Blütenbiologie II. 2 (1899) 190.

die Vorfahren der ostasiatischen und amerikanischen *Rhyncholophae* ihre komplizierten Einrichtungen an der Krone? Und falls sie die etwa dort noch nicht besaßen, wie erklären sich die engen Beziehungen zwischen dem indosinischen Gebiete und Nordamerika gerade in dieser spezialisierten Sektion? Derartige Fragen entziehen der Hypothese des arktischen Ursprungs für Genera wie *Pedicularis* den Boden. Ob das, was wir Arktotertiär-Flora nennen, einmal in fernster Vergangenheit vom Norden kam, ist zweifelhaft. Es wird vermutlich noch lange eine unlösbare Frage bleiben, vieles jedoch scheint schon jetzt dagegen zu sprechen. Die Zustände der Gegenwart zu verstehen, ist sie übrigens von geringerer Wichtigkeit. Denn es ist sicher, daß ein Formenkreis wie *Pedicularis* das Gepräge, das sein heutiges Wesen und seine heutige Verbreitung bestimmt hat, nie und nimmer im hohen Norden empfangen haben kann. Die Behauptung Heers[1]), es habe die Pflanzenwelt des hohen Nordens zu allen Zeiten einen großen Einfluß auf die Bildung der Pflanzendecke Europas ausgeübt, geht für die Oreophyten seiner mächtigsten Hochgebirge zu weit. Ihr Zeugnis läßt auch wenig Raum für die Spekulationen von August Schulz[2]), der solche Hauptrolle an Amerika überträgt. Und wenn bei *Pedicularis* wie bei *Gentiana*, *Primula* u. a. die altertümlichen und verbindenden Formen gerade im östlichen Asien zahlreich sind, so spricht das endlich nicht zugunsten derer[3]), die die ferneren Ursprünge der Alpenflora schon auf den vortertiären Erhebungen Europas annehmen wollen[2]). Vielmehr scheinen die endemen Oreophyten Europas erst mit der tertiären Auffaltung seiner Kettengebirge entstanden zu sein, und zwar zu einem starken Anteil aus einer Stammflora, die mit der Vegetation Asiens bereits in näherem Zusammenhang gestanden hatte, als mit der amerikanischen Pflanzenwelt.

Zuletzt sei ein vorzügliches Beispiel arktotertiärer Verbreitung angeführt, bei dem es sich aber um eine Gruppe fast ausschließlicher Oreophyten handelt. Das liefert uns bei *Carex* die Subsekt. *Ferrugineae* Tuckerm., wie sie neulich von Kükenthal[4]) dargestellt worden ist. Der europäische Anteil enthält Arten wie *Carex firma, C. sempervirens, C. feruginea*, die in den Alpen so wichtige Vegetationselemente geworden sind, auch *C. fimbriata* und *C. refracta*. Formen von *C. sempervirens* und die endeme *C. macrolepis* beweisen die Beteiligung des östlichen Mittelmeergebietes in seinen höheren Zonen. Der Kaukasus enthält in seinem berühmten colchischen Erhaltungsgebiete die endemische *C. mingrelica*. Die

---

1) Heer, Über die nivale Flora der Schweiz. Neue Denkschr. Schweiz. Ges. XXIX (1885) 42.

2) August Schulz, Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärzeit. Jena 1894.

3) Engler in Résult. scient. Congr. Intern. Botan. Vienne 1905 (1906) p. 31.

4) Kükenthal in Pflanzenreich IV. 20 (1909) 559.

Systeme Hochasiens haben keine Art mit Europa gemein, besitzen aber von Afghanistan bis China zahlreiche Oreophyten aus ihrer Verwandtschaft: *C. haemastoma*, *C. hirtella*, *C. kashmirensis*, *C. setosa*, *C. tatsienensis*, *C. drepanorrhyncha*, *C. scabrirostris* und die nach Sibirien bis jenseits des Polarkreises vorgeschobene *C. macrogyna*. Eine beachtenswerte Vertretung von Formen ist in Japan und auf Formosa festzustellen: *C. Warburgiana*, *C. chrysolepis*, *C. tenuiformis*, *C. odontostoma* und *C. stenantha*. Manche dieser Pflanzen scheinen nur schwach oreophil zu sein; leider sagen die Angaben über die Beschaffenheit ihrer Standörter nichts von dem, was man wissen möchte, aus. Dann läge die Sache ähnlich wie bei den Veroniceen (S. 15), nur daß die morphologische Differenzierung viel geringfügiger ist. In Nordamerika ist der Typus stark disjunkt erhalten. Der pazifischen Seite entstammt *C. petricosa*, die Drummond irgendwo auf den Rocky Mountains sammelte. Aber auch die östliche Union besitzt ihren Repräsentanten, die interessante *C. juncea*, die zu den wenigen nichtglazialen Oreophyten des atlantischen Nordamerika gehört; sie bewohnt die Berge der südlichen Alleghanies bei etwa 1800 m.

Die *Ferrugineae* von *Carex* sind demnach das Beispiel eines arktotertiären Formenkreises mit entschieden oreophilen Neigungen, der schon seit alten Zeiten die heutigen Wohnplätze innehaben muß. Die Eiszeiten haben ihn in seinem Areal im wesentlichen wohl nur beschränkt, von positiven Glazial-Verschiebungen größeren Stiles findet sich bei ihm keine Spur. Darin liegt der besondere Wert dieses Beispiels. Es läßt uns rein und klar erkennen, wie eine schon zur Tertiärzeit oreophil gewandte Sippschaft aussieht, die in den Eiszeiten vielleicht Verluste erlitt und Oszillationen durchmachte, aber im weiten Bereiche ihrer Stammländer noch überall gewisse Erhaltungspunkte behauptet hat. Bei dem eigenartig gewandten ökologischen Wesen, das aus ihrer gegenwärtigen Verbreitung und der Art ihres Vorkommens zu erschließen ist, darf man annehmen, daß es sich auch bei dem ansehnlichen Bestande von Oreophyten, der sie heute in den Alpen Europas und auf den mächtigen Gebirgen am südöstlichen Rande Hochasiens so auffallend werden läßt, nur um die erfolgreiche Behauptung eines schon im jüngeren Tertiär erreichten Zustandes handelt. Trotz ihrer Oreophilie haben sie ihr Areal durch die Eiszeit offenbar nicht wesentlich vergrößert. Und das bekundet den physiologisch etwas rätselhaften Widerstand vieler alpiner Konstitutionen gegen das Klima der höheren Breiten. Unsere *Carex*-Gruppe ist ein besonders merkwürdiges Zeugnis dafür, weil anthobiologische Eigenschaften, an die man bei Gentianen oder Primeln denkt, hier wohl kaum mitspielen dürften.

Für die Alpen ergeben sich bekanntlich aus ihrer geographischen Lage außer jener bis hierher so stark betonten asiatischen Verwandtschaft starke Beziehungen zu Südeuropa. Wenn die Flora ihrer oberen Zonen

sich während der tertiären Auffaltung bildete, so läßt sich unter ihren Elementen entsprechend der eben betrachteten borealen Klasse eine nach Süden gewandte meridionale erwarten, die mit der Mittelmeerflora auf gemeinsamer genetischer Grundlage steht.

Das tatsächliche Vorhandensein einer solchen meridionalen Klasse ist bekannt. Es fällt ihr sogar ein sehr beträchtlicher Quotient der Alpenflora zu. ENGLER[1]) stellt von 21 Gattungen fest, daß die nächsten Verwandten »aller oder vieler alpinen Arten« dem Mittelmeergebiet angehören, und nennt *Achillea*, *Biscutella*, *Bupleurum*, *Campanula*. *Cardamine*, *Dianthus*, *Helianthemun*, *Helleborus*, *Hieracium*, *Leontodon*, *Phyteuma*, *Potentilla*, *Poa*, *Scabiosa*, *Sedum*, *Sempervivum*, *Senecio*, *Trifolium*, *Valeriana*, *Linaria* und *Viola*.

Zu einer völlig sachgemäßen Ordnung dieser wichtigen Liste fehlen vielfach noch die monographischen Vorarbeiten. Daher sollen hier nur die besser untersuchten Beispiele herangezogen und einige neue hinzugefügt werden.

Genetisch wird die meridionale Klasse zunächst mit der miocänen Tertiärflora Südeuropa in Verbindung zu bringen sein, gerade so wie die Elemente der borealen als Glieder der arktotertiären Pflanzenwelt zu bewerten sind. Diese Tertiärflora Süd-Europas zeigt in ihrer fossilen Hinterlassenschaft, soweit sie aus den Niederungen stammt, eine mehr tropische Struktur als die der nördlichen Gebiete[2]). Gattungen wie *Encephalartos*, *Callitris*, *Dracaena*, *Ocotea*, *Laurus*, *Olea*, *Pistacia*, *Punica* kommen vor, deren Verwandte heutzutage besonders im tropischen Afrika wachsen oder den makaronesischen Inseln eigentümlich sind[2]). Man gewinnt den Eindruck, daß ökologisch in den Waldbeständen wie in den offenen Formationen tropisches Gepräge öfter zum Durchbruch kam, und daß floristisch neben den holarktischen Zusammenhängen sich die tropisch-afrikanischen geltend machten. Trotz alledem jedoch bleibt die Annahme unabweislich, daß auch damals in den Höhen nahe Beziehungen zu der nördlicheren Flora unterhalten wurden, so wie es ja noch heute der Fall ist. So wie gegenwärtig die mitteleuropäische Fazies die streng mediterranen Formationen überlagert, wenn man die höheren Zonen erreicht, so muß es damals gewesen sein: nur daß einer mehr afrikanischen Färbung der Niederung der mehr ostasiatische Charakter der Bergzone gegenüberstand. Die Flora der kanarischen Inseln dürfte gewisse Züge dieses Zustandes vielleicht am treuesten bewahrt haben. Im eigentlichen Mittelmeergebiet dagegen hat eine starke Beschränkung oder tiefere Umbildung des asiatischen Einschlages stattgefunden, was sich durch die klimatischen Einflüsse und die Konkurrenzverhältnisse während der Eiszeit zur Genüge erklärt.

---

1) ENGLER, Entwicklungsgeschichte I (1879) 91.

2) MARTINS in Mém. Acad. sc. Montpellier IX (1877) 87 ff; SAPORTA, Le Monde des plantes. Deutsche Ausgabe (1881) 287; ENGLER in Entwicklungsgeschichte I (1879) 47 ff., 71 ff.; in Résult. scient. Congr. Internat. Bot. Vienne 1905 (1906) 34.

Es trugen also zur jüngeren Tertiärzeit die südlich der Alpen gelegenen Gebiete genetisch einen Doppelcharakter. Und dies macht es ganz erklärlich, daß die meridionale Klasse der Alpenflora ungleich geartet ist: ein Teil ihrer Glieder hat keine Beziehungen zu Asien, öfter aber zu Afrika, ein anderer modifizierte asiatische Verbindungen, also arktotertiäre. Den Alpen aber sind sie beide aus ihren südlichen Nachbarländern zugeflossen, denen, die heute vom Mittelmeere umspült sind.

2. Meridionaler Zweig.

Die zweite Gruppe, der meridionale Zweig arktotertiären Stammes schließt sich demnach an die vorige Klasse an. Allerdings zeigt sich, wie gesagt, der arktotertiäre Komponent in der heutigen Mittelmeerflora oft eigenartig umgebildet. Viele extreme Winterpflanzen haben sich daraus entwickelt, wie zahlreiche Liliaceen, wie die schönblütigen knolligen *Anemone* aus der Sektion *Tuberosa*[1]; andere sind mit leichteren Xeromorphosen von dem minder feuchten Klima der subtropischen Gegenden geformt worden. Die alpinen Typen gehören der Mehrzahl nach naturgemäß dieser minder einseitigen Gruppe an, da bei der Lage der Alpen wirklich reine Winterregenherrschaft wohl niemals sich herausbilden konnte. Hier ist *Saxifraga* zu erwähnen (vgl. S. 17). Manche in den Alpen entwickelten Sektionen greifen noch in das heutige Mittelmeergebiet über und sind teilweise dort sogar an Formen reich: es gilt von den Sektionen *Dactyloides*, *Nephrophyllum* und *Robertsonia*. Auch bei *Geranium* haben die alpinen Arten ihre Verwandten alle in mediterranen Gruppen. Das ist beachtenswert, denn bei dem Storchschnabel handelt es sich um eine sehr weit verbreitete Gattung, die in ihrer Entwicklung manche Parallelen zu *Anemone* zeigt und wie diese Ranunculacee wohl auf ein hohes Alter zurückblickt. Schon frühzeitig bewohnte sie auch die Paläarktis und hat daher in deren europäischem Anteil wie *Saxifraga* vorzüglich in den südlicheren Gegenden sich entfaltet. Daher findet man die nächst Verwandten unserer Alpenarten in den Mittelmeerländern: so bei *Geranium macrorhizum* (Sekt. *Unguiculata*), *G argenteum* (Sekt. *Subacaulia*), *G. rivulare* (Sekt. *Batrachia*, Subsekt. C. Knuth[2]). Die asiatischen Gruppen besitzen bei uns nur Niederungspflanzen, keine Alpinen. Dagegen ist im montanen und subnivalen Hochasien die Sekt. *Polyantha* Reiche endemisch, die in Europa keine Verwandte besitzt.

Hier stehen wir also vor einer ähnlich unabhängigen Entfaltung einer bestimmten Gattung, wie sie bei dem arktotertiären Stamme so oft vor-

---

1) Ulbrich, Die systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Gattung *Anemone* L. In Englers Bot. Jahrb. XXXVII (1906) 194.

2) Knuth, Über die geographische Verbreitung und die Anpassungserscheinungen der Gattung *Geranium* im Verhältnis zu ihrer systematischen Gliederung. In Englers Bot. Jahrb. XXII (1903) 204.

kommt: einmal im östlichen Hochasien, andermal in Südeuropa. Der Unterschied aber liegt in der produktiven Rolle, die das Ländergebiet, das wir heute das Mediterraneum nennen, wahrnehmen läßt.

Gleichwertige Erfahrungen bieten sich bei den Valerianaceen. Angesichts der schwierigen Abgrenzung der Gattungen bei dieser Familie muß man ihre Gesamtentwicklung betrachten, um vergleichbare Daten zu erhalten. Oreophyten finden sich spärlich bei *Patrinia* (Hochasien), allgemein bei *Nardostachys* (östliches Hochasien) und vielfach bei *Valeriana*[1]). Und zwar sind es hier die Alpen, die Mittelmeerländer, der Kaukasus und die Anden, welche sich besonders ergiebig an oreophilen Bildungen herausstellen. Die Reihe der *Dioicae* enthält von den alpinen Arten die wichtigsten (*V. supina*, *V. saliunca*, *V. saxatilis*, *V. elongata*, *V. celtica*); deren Verwandte leben in den mediterranen Gebirgen, einige auch im Kaukasus; in Hochasien dagegen verraten sie keine Spur von der Bildung selbständiger Oreophyten. Bei den Serien der *Officinales* und *Montanae*, die unseren Alpen keine typischen Oreophyten zugebracht haben, ist die Verbreitung im wesentlichen arktotertiär. Die *Officinales* aber greifen auch nach Ost- und Südafrika, Südindien und Java über. Von großartiger Vielseitigkeit ist die Gattung dann bekanntlich auf den Anden, wo auch zahlreiche streng oreophile Spezies ihre Heimat haben. In *Valeriana* bietet sich also eine Gattung, die wie ihre nächsten Verwandten begabt ist mit oreophilen Tendenzen. Sie bringt aber diese Neigung in den einzelnen Gebirgen mit ungleicher Entschiedenheit zur Verwirklichung. Für die alpine Produktion sind es wiederum die Länder ums gegenwärtige Mittelmeer, wo wir die Wurzeln ihrer Erzeugnisse zu suchen haben. In Hochasien haben eher die primitiveren Genera *Nardostachys* und *Patrinia* oreophile Derivate abgegeben, *Valeriana* spielt dort eine geringfügige Rolle.

Einen noch stärker ausgeprägten Fall der gleichen genetischen Bedingtheit scheint *Silene* zu bieten, die freilich seit Rohrbachs jetzt etwas veralteter Monographie[2]) keine brauchbare Bearbeitung mehr erfahren hat. Auch hier kennen wir längst an unseren Alpinen greifbare Beziehungen zu orientalisch-mediterranen Sippschaften. Z. B. sind von der Series der *Auriculatae* Rohrb. (Sekt. *Dichasiosilene* Ser.) sämtliche Arten auf den Gebirgen der Mittelmeerländer zuhause und lassen sich dort bis 2000 und 2500 m antreffen; deren Kreise gehört auch die alpine *Silene vallesia* an. Aus der 2. Serie (*Macranthae*) stehen wiederum *Silene campanula*, *S. saxifraga* und *S. cordifolia* mitten unter rein mediterranen Verwandten. Durch Franchets[3]) Forschungen aber sind wir zuerst darauf gewiesen worden, daß Hochasien eine parallele Entfaltung von *Silene* — also ähn-

1) Höck, Beiträge zur Morphologie, Gruppierung und geographischen Verbreitung der Valerianaceen. In Englers Bot. Jahrb. III (1882) 1.

2) Rohrbach, Monographie der Gattung *Silene*. Aus Linnaea XXXVI. 1868.

3) Franchet, Plantae Delavayanae (1889) 90, 91.

lich wie bei *Geranium* — zuwege gebracht hat, bezeichnenderweise in seinem trockneren Südosten, ganz besonders auf den hohen Ketten des östlichen Tibet und des angrenzenden Yünnan.

Es wiederholt sich die gleiche Erscheinung bei den Cruciferen. Hier tritt sie aber nicht hervor im Rahmen einer Gattung, sondern innerhalb einer Gruppe von Gattungen: worin natürlich kein Wesensunterschied liegt, sondern eine Verschiedenheit unserer systematischen Überlieferung, die ja oft nur aus praktischen Zweckmäßigkeitsgründen ihre Berechtigung behält. Da findet unter den *Lepidiinae* die mediterran-alpine *Biscutella* ein Seitenstück in der *Megacarpaea* von Hochasien. Da sind besonders ergiebig an Beispielen solcher Hochgebirgs-Konvergenzen die *Cochleariinae*, die mit *Iberis*, *Aethionema*, *Petrocallis*, *Thlaspi*, *Kernera* eine stattliche mediterran-alpine Quote bringen, in Westasien einige persische Genera, gleichfalls xerophilen Wesens, besitzen, und schließlich in trockneren Strichen Hochasiens zum drittenmal in die Erscheinung treten: mit *Dilophia* im Himalaya, mit *Megadenia* in Kansu, mit *Dipoma* und *Hemilophia* in Yünnan. Bei unseren Alpinen liegen hier zwar die Linien zu den Mediterran-Verwandten klar genug, — und das gilt auch für die *Isatis*, *Hutchinsia*, *Arabis*, *Erysimum* und *Alyssum* unserer europäischen Hochgebirge —, aber der Aufschwung der selben Sippschaft in Hochasien stellt doch noch ein gewisses Band her zu den Gebirgen des ostasiatischen Gebietes, läßt insofern also diese Reihe als eine meridionale Parallele zu den echten Arktotertiär-Typen bewerten. Genetische Gemeinsamkeiten verbinden noch beide, aber sie sind schon verblaßt, sie erscheinen sekundär, weil die stärkste Verknüpfung mit der Mittelmeerflora (im weiteren Sinne) besteht und zu ihr die meisten genetischen Fäden hinlaufen.

II. Mediterraner Stamm.

In einer weiteren Gruppe verschwinden jene Gemeinsamkeiten noch mehr, und es wird unsicher, ja mehrfach unwahrscheinlich, daß ihre Wurzeln jemals nach Hochasien reichten. Ihre Vertreter stehen in Europa mit großer Selbständigkeit, die Länder ums Mittelmeer sind an kohärenten und isolierten Formen überreich, und die ferneren Linien systematischer Beziehung lassen sich oft besser nach Afrika ziehen als nach Asien. Ihr Muster findet dies Element in den Campanulaceen unserer Hochgebirge, die so reich an schönen Arten alle seine Zonen bewohnen, alle Örtlichkeiten des Geländes besetzen und jedem ökologischen Medium sich einzufügen befähigt scheinen. Die Gattung *Campanula* selbst ist zwar lange nicht im Zusammenhang monographisch durchgearbeitet worden. Doch habe ich nach dem reichen Berliner Material die Verbreitung der Artengruppen bei der wichtigen Sektion *Medium* mit hinreichender Ausführlichkeit ermitteln können.

In der Sektion *Medium* ist die alpine *C. Allionii* unmittelbar verwandt mit sehr zahlreichen Mediterranen, auch die subalpine *C. petraea*

steht ganz nahe einer griechischen Art. Andere Verwandte gibt es im Kaukasus zahlreich. Reiner alpin sind *C. barbata* und *C. alpina*, die sich freilich ostwärts nach den Karpathen fortsetzen und mit *C. speciosa* der Pyrenäen engverschwägert scheinen. Einen sehr zweifelhaften Charakter besitzt vorläufig die chinesisch-japanische *C. punctata*, die einzige Art der Sektion, die im wärmeren Ostasien häufiger vorkommt, freilich ohne irgend eine Bergform abzuspalten. Weiter verbreitet ist auch *C. glomerata*, durch Sibirien bis Japan. Sie dürfte ebenso rein europäischen Ursprungs sein, wie *C. rotundifolia*, die umgekehrt nach Nordamerika gelangt ist, und dort *C. divaricata*, *C. aparinoides* u. a. A. abzweigt. In den Gebirgen des südöstlichen Asiens wachsen einige wenige Formen, deren Beziehungen zu diesem Zweige der Gattung noch unaufgeklärt sind. In den Alpen ist der *Campanula rotundifolia*-Typus[1]) bekanntermaßen ganz außerordentlich reich verzweigt (*C. Scheuchzeri*, *C. carnica*, *C. linifolia*, *C. Hostii*, *C. pusilla*, *C. pulla*, *C. excisa*), ebenso auch in den Pyrenäen und Karpathen bedeutsam. Die *Cervicaria*-Gruppe enthält in den Alpen *C. spicata* und *C. thyrsoidea*. *C. latifolia* reicht bis zum westlichen Himalaya. Die in De Candolles Bearbeitung[2]) als letztes Viertel der Sektion aufgeführten Arten kulminieren wieder in den Mittelmeerländern, mehrere mit *C. erinus* verwandte Spezies sind in den westasiatischen Gebirgen entwickelt, *C. rigidipila* wächst auf den Gebirgen des tropischen Nordostafrika, zahlreich sind die Formen des südalpinen Geländes (*Campanula elatinoides*, *C. elatines*, *C. Morettiana*, *C. Raineri*), die mit mediterranen Spezies verschwägert scheinen.

Dieser Tatbestand kann noch ergänzt werden durch einige Hinweise. Mit der strauchigen *Campanula Vidalii* reicht die Sektion *Medium* nach den Azoren hinüber, wo die sonderbare Art endemisch ist. Im alpinen Gelände kommen die eigenartigen Endemen *Campanula cenisia* und *C. Zoysii* hinzu, deren morphologische Isoliertheit schon zu ihrer Loslösung aus *Campanula* und Aufrichtung besonderer Genera aufgefordert hat[3]). Als *Symphyandra* gesellt sich ein ähnlich aberranter Typus der Südkarpathen und des Kaukasus bei. Andererseits erreicht die ganze Gattung das östliche Asien nur mit wenigen Arten aus den beiden Sektionen *Rapunculus* und *Medium*, auch in Nordamerika ist sie ganz dürftig vertreten, nirgends dort bildet sie auch nur annähernd so lebhaft Oreophyten, wie in Europa. Und dazu ist offenbar auch *Adenophora* nicht fähig, welche man vielleicht als die ostasiatische Vertreterin von *Campanula* betrachten möchte. Für die Genesis der alpinen *Campanula*-Flora kommt also nur eine rein meridional-europäische Grundlage in Frage.

1) Witasek, Ein Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Campanula*. Abhandl. K. K. zool.-bot. Ges. Wien I. 3 (1902).

2) De Candolle in Prodromus VII (1838) 457.

3) Vgl. H. Feer in Englers Bot. Jahrb. XII (1890) 608—621.

Ein gleiches gilt von *Phyteuma*. Sie wird von ENGLER unter den Oreophyten genannt, die in Hochasien gänzlich fehlen[1]). In der hübschen Monographie von RICH. SCHULZ[2]) sind dann die Alpen direkt als »die Heimat der Gattung *Phyteuma*« bezeichnet. Die Entfaltung ihrer Arten dort, auch die Beschränkung der *Synotoma comosa* auf den südlichen Kalkzug geben dieser Auffassung hinreichende Stützen. Wenn wir aber die verschwägerte Gattung *Podanthum* als xerophileren Typus im Osten des Mittelmeergebietes sich anschließen sehen, wenn wir auf Kreta in der eigentümlichen *Petromarula* einen lokalisierten Endemiten der gleichen Verwandtschaft häufig antreffen, so wird uns die Annahme nahe gelegt, daß der phyteumoide Typus, als genetisches Element, gleichfalls dem meridionalen Anteil Europas zuzuschreiben ist.

An gewisse Züge des Verhaltens der Campanulaceen wird man erinnert, wenn man die Verwandtschaft der alpinen *Achillea* näherer Untersuchung unterzieht. Da findet sich zwar in der Sektion *Ptarmica* der Typus auch im Kaukasus, in Sibirien und Nordamerika. Aber er berührt Hochasien kaum und neigt in den Ländern außerhalb des Mediterraneums nirgends zur Bildung von xerophilen oder oreophilen Formen: also ganz wie *Campanula-Adenophora*. »Alle Arten dieser Gebiete«, sagt HEIMERL[3]), »gehören den mit *Achillea Ptarmica* verwandten, meist hochstengligen, reichblättrigen und nicht selten ästigen Formen an, während im Gegensatz hierzu in den europäischen Zentren der Natur der Sache nach die alpenbewohnenden, dem Alpenklima angepaßten Arten mit niedrigerem Stengel, gedrängtem Wachstum, unverästelten Stengeln weitaus überwiegen«. Deren Zahl ist nun recht bedeutend. In den Pyrenäen wachsen zwei endemische; in den Alpen begegnen uns *Achillea macrophylla*, *A. herba rota*, *A. nana*, *A. moschata*, *A. atrata*, *A. Clavennae*, *A. Clusiana*, *A. oxyloba;* in den Ostkarpathen finden sich *A. lingulata* und *A. Schurii;* in den Abruzzen *A. rupestris* und *A. calcarea*; auf der Balkanhalbinsel zahlreiche endemische Formen, mit denen aber manche der alpinen nahe verschwägert scheinen. Da die übrigen Sektionen von *Achillea* heute auf das mediterran-europäische Gebiet sich beschränken, da die verwandten Gattungen gleichfalls mediterran sind (*Anacyclus*, *Anthemis*, *Santolina*, *Gonospermum*) oder nach Afrika (*Athanasia*) weisen, so werden die Formen, die wir heute in Nordasien und Nordamerika treffen, stark verdächtig, erst junge Besiedler dieser weiten Gebiete zu sein. Daß sie sie trotzdem erobert haben, liegt an ihrer ökologischen Stimmung: es sind »zumeist Bewohner feuchter sumpfiger Niederungen, ganz besonders lieben sie Flußufer, Weidenge-

1) ENGLER, Entwicklungsgeschichte I (1879) 132.

2) RICHARD SCHULZ, Monographie der Gattung *Phyteuma*. Breslauer Dissertation. Geisenheim 1904.

3) A. HEIMERL, Die Arten, Unterarten, Varietäten und Hybriden der Sektion *Ptarmica* des Genus *Achillea*. Denkschr. Math.-Naturw. Klasse Akad. Wien 1884, p. 11.

büsche[1]) u. dgl.« Ihre Verbreitung wird also durch Wasserkräfte befördert zu denken sein.

Wo eine Ausdehnung in diesem Umfange nicht stattgefunden hat, bleibt das Areal enger begrenzt auf die Länder ums Mittelmeer und ihre nächste Nachbarschaft. Das ist bei den »mediterranen Elementen« im strengeren Sinne der Fall, denen wir in den verschiedensten Gruppen des Systems begegnen. Die auffallendsten Vertreter davon hat schon Christ in seiner grundlegenden Abhandlung[2]) genannt, freilich vermengt mit vielen genetisch unvergleichbaren Spezies.

Die alpinen Vertreter der mediterranen Klasse sind sich nicht gleichwertig in ihrer Selbständigkeit und ihrer Entfaltungskraft. Bei *Crocus* z. B., oder *Colchicum*, bei *Linaria* und *Herniaria* sehen die alpinen Arten aus wie Ausläufer einer großen und differenzierten Hauptmasse, die in den heutigen Mittelmeerländern ihre eigentliche Stärke entwickelt. Sie scheinen in fester Form das Hochgebirge erreicht zu haben, — vielleicht gar erst in rezenteren Zeiten (s. S. 43) — und dort zu keiner besonderen Plastizität zu neigen. Anders schon liegt die Sache bei *Helianthemum*. Es gehört gleichfalls einem xerophilen Mediterran-Stamme reinsten Wesens an, überrascht aber im alpinen Gelände durch seine weite Verbreitung und die Vielseitigkeit in Gestaltung und ökologischem Wesen. Seit durch Grossers[3]) und Janchens[4]) Arbeiten die Gliederung dieses Formenkreises zeitgemäß aufgeklärt wurde, kennen wir in ihm ein vorbildliches Beispiel für die Ausgestaltung eines mediterranen Typus in den europäischen Gebirgsländern. Sehr übereinstimmend mit ihm verhält sich von der Gattung *Anthyllis* die Sektion *Vulneraria*. Die übrigen Sektionen dieses Genus sind ebenso rein mediterran, wie die Gattungen der Cistaceen, bei *Vulneraria* aber haben sich — wie dort in einzelnen Kreisen — gewisse Formen in Europa weiter ausgebreitet, entweder im Einklang mit dem rezenten Klima oder auch zur Zeit der trocken-warmen Perioden, die vor unserer Gegenwart liegen. Dementsprechend bieten sich in ihrer Geographie wie in ihrer Formbildung eine Menge von Parallelen zu den Erscheinungen bei *Helianthemum*. Schon die Gesamtvertretung der beiden Genera mit ihrem Vorstoß nach Makaronesien, der weiten Ausdehnung in den nordafrikanischen und westasiatischen Trockengebieten, zeigt sich in Einklang, nur im Norden hat *Helianthemum* den Polarkreis überschritten, während dies keiner *Anthyllis* gelungen ist. Gleichwertig einander aber stehen sie wiederum in der Fülle von Formen, die auf den meridionalen Gebirgen ihres Areales

---

1) Heimerl l. c. p. 11.

2) Christ, Über die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette. Neue Denkschr. Allgem. Schweiz. Ges. Naturw. XXII (Zürich 1867) 24ff., 30.

3) W. Grosser, *Cistaceae* in »Pflanzenreich« IV (1903) 193.

4) E. Janchen, Die Cistaceen Österreich-Ungarns. S.-A. Mitt. Naturwiss. Vereins an der Universität Wien VII (1909) 1—124.

entstanden sind[1]). Bei beiden recht augenfällig erscheint die Eurythermie ihrer Veranlagung, die besonders auf der Südseite der Alpen von den Tälern bis auf hohe Gipfel eine kräftige Vertretung der Gattung zuläßt. Das teilen sie mit der Mehrzahl ihrer Klassengenossen. Allbekannt in dieser Hinsicht ist *Sempervivum*[2]). An 50 Arten kennen die Autoren davon in Süd- und Mitteleuropa, einige wenige aus dem westlichen Asien, eine aus Abessinien (wie bei *Saxifraga, Anthyllis* u. dgl.), dann ein Heer von eigentümlichen Formen von den makaronesischen Inseln. Ökologisch erinnern diese oft geschilderten Gestalten[3]) an die *Campanula* der Azoren, an die großen Strauch-*Echium* oder an *Kleinia neriifolia* der Kanaren, alle floristisch eben dem selben meridionalen Elemente zugehörig, das Afrika und die Mittelmeerländer verknüpft. Und in den Alpen eine der unbestritten erfolgreichsten der xerophytisch veranlagten Gattungen. Auch die sonderbare Gruppe der Gramineen, die wir unter *Sesleria* zusammenfassen, bezeugt sie in auffälligen Vorkommnissen. Arten von *Sesleria* finden sich an den Gestaden des Mittelmeers so gut wie in der subnivalen Zone der Alpen. *Sesleria coerulea* erstreckt sich vom niederen Hügelland bis gegen 2500 m, Spezies wie *S. auctumnalis* und *S. argentea* wachsen am istrischen Litoral, während die Gruppe *Oreochloa* obligate Oreophyten umfaßt, die sich nur oberhalb von 2000 m wohl fühlen.

Solche Eurythermie ist bei dem arktotertiären Elemente viel seltener. Und darauf möchte ich es zurückführen, daß z. B. in der Sierra Nevada so viele arktotertiären Oreophyten des alpinen Systems, alle seine typischen *Primula*, *Pedicularis*, manche *Saxifraga* und viele andere, fehlen, während meridional gefärbte Typen zahlreich sind. Die unverkennbare Stenothermie des arktotertiären Elementes der Alpen erklärt jedenfalls die Erscheinung leichter, als die folgenschwere und schwierig zu stützende Annahme Englers, daß »ein großer Teil der in den Alpen heimischen Arten, ebenso ein großer Teil der pyrenäischen Arten sich erst nach der Glazialperiode entwickelt hat[4])«. Denn möchte das selbst für die heute gültige Ausprägung vieler Spezies zutreffen, so würde es doch nicht verständlicher machen, warum der Formtypus überhaupt fehlt.

In Mitteleuropa nördlich der Alpen ähnelt vielerlei am heutigen Areal von *Sesleria* den Erscheinungen bei *Helianthemum*, stärker aber noch treten die Züge von Gemeinsamkeit hervor, wenn wir *Globularia* zum

1) Vgl. dazu auch Sagorski, Über den Formenkreis der *Anthyllis Vulneraria*. Kneuckers Allgem. Bot. Ztschr. XIV (1908), XV (1909).

2) Christ, Über afrikanische Bestandteile in der Schweizer Flora. Beih. Schweiz. bot. Ges. VII (1897) 38.

3) z. B. Christ l. c. 42; ferner: Schenck, Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der Kanarischen Inseln. Wissensch. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exped. Valdivia II, 1 (1907) 281, 282.

4) Engler, Entwicklungsgeschichte I (1879) 102.

Vergleiche heranziehen. *Globularia* wird bei der Charakteristik der mediterranen Klasse unserer Alpen jedem in Erinnerung kommen, der das Wesen ihrer Verbreitung kennt. Man stellt fest, daß auch *Globularia* von Makaronesien an die gesamten Mittelmeerländer bewohnt, die Hochgebirge nördlich davon besetzt und schließlich nordwärts durch Mitteleuropa bis Öland, östlich bis zu den Wolgasteppen vordringt. Es handelt sich wohl abermals um einen in den Alpen wahrhaft heimisch gewordenen und in ihrem Bergland allgemein verbreiteten Typus, dem die klimatisch geeigneten Zeitabschnitte der Quartärperiode zu einer Erweiterung des Areals nach Nord und Ost verholfen hat, dessen genetische Linie aber mit aller Bestimmtheit südwärts weist. Denn wenn wir die zwei einzigen Geschwistergattungen von *Globularia* aufsuchen, haben wir uns nach Makaronesien zu wenden (*Lytanthus*) und nach Sokotra (*Cockburnia*). An sie knüpft sich dann weiter das Band hinüber zu den *Selagineae*, die als echte Afrikaner unverkennbar sind. Die Globulariaceen und *Selagineae* haben schon Bentham und Hooker vereinigt, so daß ich ihnen folgend sie schon früher unter den altafrikanischen Florentypen erwähnen konnte[1]: als Angehörige jenes alten, meist xerophil gerichteten Elements, dessen Heimat seit langem in Afrika gelegen scheint und dessen letzter Ursprung sich im Dunkel ferner Vergangenheit verliert.

Damit zeigt sich also, daß den von Christ bei Besprechung der afrikanischen Bestandteile in der Schweizer Flora[2] erwähnten Gattungen einige noch zugefügt werden können, wogegen andere freilich gestrichen werden müssen.

Zur mediterranen Gruppe schließlich sind auch zwei Endemen des Alpensystems zu rechnen, beide mit den Pyrenäen gemeinsam: *Erinus* und *Horminum*. Wenn Bentham recht hat, *Horminum* sei »affine hinc *Melissae*, illinc *Salviis* sect. *Heterosphacis*«[3], so gehört sie einer sehr weit verbreiteten Gruppe an, die aber mit *Melissa* in den Ländern ums Mittelmeer und mit *Salvia* § *Heterosphace* in Südafrika ihren eigentlichen Kern enthält. *Erinus* wird stets neben *Digitalis* gestellt, die sich ja in ihrer makaronesisch-mediterranen Verbreitung ganz typisch verhält. Da wird also die Vermutung unabweisbar, daß *Erinus* zu den genetisch mediterranen Elementen der Alpenflora gehört.

Im Anschluß an diese mit Afrika verbundenen Mediterran-Typen bleibt eine letzte sehr geheimnisvolle Gattung zu nennen, *Alchemilla*. Sie gleicht ihnen darin, daß sie in Hochasien keine Rolle spielt, ja dort den meisten

1) Diels, Beiträge zur Kenntnis der Scrophulariaceen Afrikas. In Englers Bot. Jahrb. XXIII (1897) 494.

2) Christ, Über afrikanische Bestandteile in der Schweizer Flora. Ber. Schweiz. bot. Ges. VII (1897).

3) Bentham in DC. Prodr. XII (1848) 259.

Gebirgen gänzlich fehlt. Sie entfernt sich jedoch weit davon durch ihre Vertretung auf den Gebirgen der Neotropis, des tropischen und südlichen Afrikas, Madagaskars, Südindiens und Javas. Auf diese Weise gewinnt sie pflanzengeographisch ein durchaus einzigartiges Gepräge unter unseren Alpinen. Genetisch scheint mir am meisten wahrscheinlich, daß es sich um einen alten Stamm der südlichen Hemisphäre handelt. In der Tertiärzeit wird ihn schon das meridionale Europa gemeinsam mit Afrika besessen haben, wo er gerade auch auf dem älteren Hochgebirge formenreich entwickelt ist. Von ihrem europäischen Sitze aus hat *Alchemilla* dann zur Glazialzeit ein erfolgreiches Ausdehnungsvermögen bewiesen. Die *Alchemilla vulgaris* hat es sehr weit nach Asien hinein geführt: kommt sie doch noch am Tsin-ling-schan im zentralen China und bis ins Herz von Sibirien vor. Aber auch direkt nordwärts hat sie mit *Alchemilla alpina* zu wirken vermocht; diese Spezies, die nach Lappland vordringt, reicht auch hinüber bis ins arktische Amerika, wobei sie die oft begangene Linie Schottland-Faeröer-Island-Grönland-Labrador benutzt.

Anhangsweise sind endlich noch die sehr zweifelhaften Genera der Compositen *Adenostyles* und *Homogyne* zu nennen, die in den europäischen Gebirgen ja so häufig und dort endemisch sind, ev. höchstens nach Kleinasien übergreifen. Für *Adenostyles* suchen die Systematiker die nächste Verwandtschaft im atlantischen Amerika, für *Homogyne* bei gewissen afrikanischen Senecioneen. Klarheit ist darüber einstweilen nicht erreicht. Sehr deutlich aber zeigt sich das vollkommene Fehlen dieser Typen in Hochasien und allen damit verbundenen Erdgebieten. Jedenfalls wäre ein gründliches Studium der alpinen Compositen sehr erwünscht. Soweit sie sich einstweilen übersehen lassen, stehen sie den in Hochasien entwickelten Kreisen sehr eigenartig gegenüber. Wir haben zwar Beziehungen bei *Aster*, *Erigeron*, *Leontopodium*, *Artemisia*. Aber bei diesen ist die Verwandtschaft der betreffenden Arten so nahe, daß man ziemlich rezente Verkehrsgelegenheiten vermutet. Demgegenüber vermißt man in Hochasien jede Spur von *Homogyne*, *Adenostyles*, den alpinen *Achillea* und *Hieracium*; und umgekehrt in Europa die vielen stark oreophilen *Aster*, *Cremanthodium*, *Anaphalis*, *Saussurea* und *Lactuca*, die in unerschöpflicher Fülle die Hochgebirge im mittleren und östlichen Asien bewohnen. Fast sieht es aus, als habe in dieser modernen Familie an vielen Stellen eine stärkere Formenprägung erst nach der Bildung der holarktischen Hochgebirge eingesetzt.

B. Quartäre Zugänge in der Flora der Alpen.

Noch in der Quartärzeit gewann die Alpenflora bekanntermaßen mancherlei Zugänge. Sie bilden rezente Siedelungen verschiedenartigen Wesens. Eingehendere Besprechung verlangen sie in diesem Zusammenhange nicht,

zumal sie in der Literatur oft und ausführlich behandelt worden sind[1]). So ist es eine kurze Würdigung besonders ihrer genetischen Beschaffenheit, die hier statthaft erscheint. Denn darüber bestehen die widersprechendsten Ansichten.

1. Arktische Elemente.

Manche dieser Elemente kamen den Alpen zur Glazialzeit aus der Arktis. Doch diese unbestrittene Rolle der Arktis als Mittlergebiet für »Glazialpflanzen«[2]) in der Diluvialzeit kann nicht streng genug geschieden werden von ihrer völlig unaufgeklärten und ganz hypothetischen Bedeutung als Stammland nordischer Floren in früheren Erdperioden.

Es gibt unter unseren Alpenpflanzen einige mit der Arktis gemeinsame Arten, bei denen uns jeder Schlüssel fehlt, genetische Fragen zu beantworten. Als Beispiel diene *Carex capitata* und ihre Verwandtschaft, die Kükenthal zu den *Microcephalae* der Untergattung *Primocarex* stellt. Sie kommt vor in vielen arktischen Ländern, in Nordamerika, im antarktischen Amerika, wohl als Glazialpflanze in den Alpen und Karpathen. Möglich, daß sie einer altarktischen Form angehört. Ähnliches trifft für *Dryas* zu, wie sich aus Schröters Ausführungen ergibt. »Die weite zirkumpolare Verbreitung,« sagt er[3]), »die Existenz zweier gut ausgeprägten arktischen Varietäten, das Vorkommen von vikarisierenden Formen auf den europäischen und den nordamerikanischen Gebirgen lassen uns die Arktis als Entstehungsgebiet sehr plausibel erscheinen. Ob dasselbe aber wirklich die primäre Heimat ist, oder ob die Pflanze ursprünglich vom Altai, oder von amerikanischen Gebirgen ausgegangen ist, dafür lassen sich nicht einmal Wahrscheinlichkeiten anführen. Daß unsere *Dryas* weder in der eurasischen, noch in der amerikanischen Ebenenflora Verwandte besitzt, spricht allerdings für eine Herleitung aus dem Norden.« Andere Spezies der selben geheimnisvollen Kategorie, wie *Salix*-Arten, *Cassiope*, *Diapensia* u. a. hat Engler[4]) namhaft gemacht; er hält sie für »uralte Glazialpflanzen».

Viel bedeutender aber zu veranschlagen ist der Zuwachs an asiatischen Arten des arktotertiären Stammes, die den Alpen Europas höchstens sekundär aus der Arktis als Glazialpflanzen zugegangen sind. Viele davon finden sich in den Listen von Christ[5]) als »nordasiatische Gruppe« des nordischen Typus vereinigt, freilich unter Vermengung mit den sibirischen Zugängen und manchen einstweilen zweifelhaften Arten. Eine Reinigung

1) Engler, Entwicklungsgeschichte I (1879) 138 ff; Jerosch, Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora (1903) 114; A. Schulz in Beih. Bot. Zentralbl. XVII (1904) 157.

2) Engler, Entwicklungsgeschichte I (1879) 155 ff.

3) Schröter, Das Pflanzenleben der Alpen 194 (1905).

4) Engler, Entwicklungsgeschichte I (1879) 145.

5) Christ, Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette.

hat dann Jerosch vollzogen, deren Verzeichnis des »arktisch-altaischen Elementes«[1]) viele hergehörige Spezies enthält. Für uns war schon oben an mehreren Stellen auf den Verkehr von Hochasien nach der Arktis hingewiesen. Bei *Saxifraga* ist die ganze Sektion *Hirculus* lokalisiert in den indosinischen Hochgebirgen, nur *S. hirculus* zeigt sich heute als zirkumpolare Glazialpflanze, ohne in den Alpen heimisch geworden zu sein[2]). Ähnlich steht es mit *S. flagellaris*, welche die Alpen überhaupt nicht erreichte, und *S. cernua*, die als nächste Verwandte der *S. sibirica* offenbar aus Asien stammt, in den Alpen nur sehr sporadisch sich erhalten hat. Verbreiteter in den Alpen sind *Cobresia* (*Elyna*) *Bellardii* und *C. caricina*; aber auch sie gehören zu einer alten[3]) Gattung, die nur in Hochasien vielseitig und mit ihren sämtlichen Typen vertreten ist. Die beiden Bewohner des alpinen Systems verhalten sich wie zirkumpolare Glazialpflanzen, und scheinen erst aus dem hohen Norden den europäischen Hochgebirgen zugewandert zu sein. Gleiches gilt für Formen wie *Juncus castaneus* und *Luzula parviflora*: gehören sie doch zu den Sektionen ihrer Gattungen, die in den indosinischen Hochgebirgen hervorragend formenreich sich entwickelt haben; dort finden sie ihre nächsten Verwandten. Es ist also ein ähnliches Verhältnis wie bei den arktischen *Rhododendron* § *Osmothamnus* (S. 11), *Pleurogyne* (S. 14), bei den Polygonaceen und bei den Primulaceen. Da sind vor allem bemerkenswert die nahen Zusammenhänge von *Koenigia* und *Oxyria digyna*, bzw. der *Androsace chamaejasme* und *A. villosa* mit Oreophyten Hochasiens, wo besonders in Tibet ihre Sippschaften vielförmig entfaltet sind. Von *Primula* ist zwar die Sektion *Farinosae* als typisch arktisch bezeichnet worden. Ihre unter einander nahe verwandten Spezies »gruppieren sich um zwei Zentren, als welche *Primula farinosa* und *P. sibirica* gelten können[4])«. »Beide Arten«, erklärt Pax[4]), »sind arktischen Ursprungs und bewohnen noch gegenwärtig das arktische Gebiet.« Aber es gibt Arten in ansehnlicher Zahl auch auf den Hochplateaus und den Gebirgen von Tibet und Kansu. Ganz nahe den *Farinosae* steht die *Denticulata*-Reihe der *Capitatae*, welche das indosinische System von Afghanistan bis Assam und Yünnan bevölkern. Anschlüsse zu dem Sitz der primitiven[5]) *Primula*-Sektionen sind also vorhanden, während die Arktis derartiger Verknüpfungen entbehrt. Übrigens ist die *Farinosae*-Gruppe in Westasien und auch auf der Balkanhalbinsel vorhanden. Deshalb kann *P. longiflora* schon eine präglaziale Alpenpflanze sein, wie es ihre heutige Verbreitung anzudeuten scheint. Den *Farinosae* nicht unähnlich,

1) Jerosch, Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora, S. 91.

2) Andere Beispiele derartiger nicht alpin gewordener Glazialpflanzen gibt z. B Kerner, Pflanzenleben II (1881) 839.

3) Kükenthal, Cyperaceae-Caricoideae. Pflanzenreich IV. 20, S. 34.

4) Pax in Pax u. Knuth, Primulaceae. Pflanzenreich IV. 237, 70.

5) s. S. 21.

wenn auch weniger ausgedehnt, verhalten sich in ihrer Verbreitung die *Nivales*, nur daß bei ihnen durch die Sippschaften der *Primula sikkimensis* und *P. tangutica* der Zusammenhang von Hochasien und Arktis noch besser gewahrt erscheint. Die Alpen haben diese *Nivales* nicht berührt, und dies gilt ja für so manche in der Arktis wachsende Typen (z. B. *Parrya*, *Koenigia*, *Cassiope*, *Diapensia*). Natürlich ist es nicht ausgeschlossen, daß die eine oder andere von solchen Gattungen oder Arten während der Eiszeit die Alpen bewohnte, sie jetzt aber wieder geräumt hat. Die Seltenheit vieler Glazialpflanzen in den Alpen (*Pleurogyne*, *Braya*, *Ranunculus pygmaeus*, *Carex*-Arten[1]) u. a.) gibt ja dieser möglichen Annahme sogar eine starke Wahrscheinlichkeit.

Bekannt ist ferner die umgekehrte Wirkung der Eiszeiten: die Zuführung alpiner Elemente[2]) in die arktischen Länder. Wir fanden sie ja schon bei *Gentiana* (S. 20) und *Alchemilla* (S. 39). Sie äußert sich mitunter in den selben Gattungen, in denen sie arktische Typen nach Europa brachte. So steht es bei *Saxifraga*: neben Spezies wie *S. cernua*, *S. hieracifolia* u. dgl., von denen wir eben sprachen, gibt es Glazialpflanzen wie z. B. *S. aizoon* oder *S. oppositifolia*, die bei alpinem Ursprung erst durch die Eiszeiten nach arktischen Breiten gelangt sein dürften; denn sonst ist ihre ganze Verwandtschaft alpin. Engler hat schon über 50 derartige Fälle aufgezählt und damit der von Christ unterschiedenen »europäischen Gruppe« des nordischen Typus statt der — halb geographisch, halb genetisch — etwas verschwommenen Fassung des ersten Autors eine genetisch kräftig gestützte Umgrenzung gegeben[3]).

Einen klaren Fall des alpinen Vorstoßes nordwärts hat Vierhapper[4]) neulich bei der Gattung *Trimorpha* beobachtet. Ihre nordische Rasse *T. borealis* ist nahe verwandt mit *T. alpina*; insbesondere die isländischen Formen sehen der *T. alpina* noch sehr ähnlich. Umgekehrt sind in den Alpen nach Vierhapper Anklänge dieser an *T. borealis* sehr selten. Dies deutet darauf hin, »daß es *T. alpina* war, welche nach Norden gewandert ist und sich dort erst in Anpassung an die Vegetationsverhältnisse des Nordens umgeprägt hat«. Diese *T. borealis* ist beschränkt auf Skandinavien, die Lofoten, Schottland, die Faeröers, Island und Grönland. Der ganze Typus fehlt dem nordischen Asien und der übrigen Arktis. Es ist ein den Alpen entstammendes Glazialelement; man muß »mit Bestimmtheit annehmen, daß dem Norden makroglosse Trimorphen nur von Mittel-

---

1) Vgl. z. B. A. Schulz in Beih. Bot. Zentralbl. XVII (1904) 164. Anm. 3.

2) Christ, Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette.

3) Engler, Entwicklungsgeschichte I (1879) 138.

4) Vierhapper, Monographie der alpinen *Erigeron*-Arten Europas und Vorderasiens. Beih. Bot. Zentralbl. XIX. Abt. II (1906).

Europa zukamen (im Gegensatze zu den *Brachyglossae*, die von Sibirien aus bis zum Eismeere vordrangen«[1]).

Auch *Gentiana* § *Cyclostigma* ist ein solcher alpiner Typus der Arktis[2]). Die meisten Arten gehören dem alpinen System mit seinen Tributären an. Nur *G. nivalis* geht nach Nord-Europa, Grönland und Labrador, *G. verna* reicht ostwärts bis Sibirien, Turkestan und zu der Mongolei. Beide wachsen auch auf den Hochgebirgen Vorderasiens und im Kaukasus.

Erwähnt seien schließlich zwei gleichartige Beispiele der mediterranen Gruppe. *Silene acaulis*, die den Alpen und Karpathen gemeinsam ist, kommt in Nordeuropa, in Grönland, in Nordamerika bis nach Labrador, den Rocky Mountains bis zum 40° und zur Behring-Straße vor; ihre weitere Verwandtschaft bezeichnet die mediterran-orientalischen Länder. Endlich ist *Helianthemum* mit *H. oelandicum* bis Spitzbergen vorgedrungen, bei sonst ausgeprägt mediterranem Areal. Früher schon (S. 39) wurde erwähnt, daß *Alchemilla* ein gleiches Verhalten wahrnehmen läßt. Manche andere Fälle entnimmt man leicht aus Englers[3]) erwähnter Liste.

Es zeigt sich also, daß die alpinen Arten, welche als Glazialpflanzen die Arktis erreicht haben, sich aus sämtlichen genetischen Gruppen zusammenfinden. Man darf daraus wieder zurückschließen, daß zur Eiszeit die Alpenflora ungefähr schon ihre heutige Zusammensetzung besaß.

2. Sibirische Elemente.

Gewisse Arten, welche den Alpen erst in der Quartärzeit zugegangen zu sein scheinen, sind aus asiatischen Wurzeln entsprossen und ihnen wohl von Sibirien her zugegangen. So bekannte Typen wie *Anemone narcissiflora, Saussurea pygmaea, Aster alpinus, Leontopodium alpinum* gehören zu diesem Elemente. Es ist in seinem gesamten Umfang von Engler[4]) ausführlich besprochen worden, auch seine Wanderstraßen sind von ihm im einzelnen dargelegt, so daß eine weitere Erörterung hier entbehrlich sein dürfte.

3. Aquilonare Elemente.

Bei den quartären Komponenten, die aus den Ländern des Südens (oder Südostens) stammen, ist die glatte Scheidung von den tertiären mediterranen einstweilen unmöglich. Bei der Eurythermie von beiden (S. 37) dürfen wir annehmen, daß die Glazialzeit keine vollständige Scheidung zwischen Altem und Neuem brachte. Trotzdem ist es natürlich leicht möglich, daß gewisse Mittelmeertypen so wie am Fuße und an den Rändern des

---

1) Vierhapper l. c. S. 535.

2) Kusnezow in Act. Hort. Petrop. XV (1904) 453; vgl. auch 154.

3) Engler, Entwicklungsgeschichte I (1879) 138.

4) Engler, Entwicklungsgeschichte I. 125 ff.

Gebirges[1]) auch in den Alpen selbst erst nach den Eiszeiten heimisch geworden sind. Solche rezenten Zugänge müßten dann als »aquilonare« von den älteren mediterranen unterschieden werden. Damit rechnen auch Kerner, der das »aquilonare« Element des Quertärs zuerst gekennzeichnet hat, und v. Wettstein, die doch beide die Stabilität der Alpenflora sonst so hoch einschätzen. »*Erica carnea, Globularia cordifolia, Biscutella laevigata*«, hebt Kerner hervor[2]), »lassen sich von der Küste der Adria, von den Ufern des Gardasees und von den niederen Höhen am Rande des Wiener Beckens bis in die alpine Region hinauf verfolgen und könnten als Repräsentanten solcher Pflanzen, die sich nach der letzten diluvialen Eiszeit in der alpinen Region einbürgerten, angesehen werden.« Zwingend gerade für diese Arten ist diese Annahme freilich nicht. Doch daß eine derartige rezente Bereicherung der Alpenflora aus mediterranen Stämmen stattgefunden hat, wird sich nicht bezweifeln lassen. Sehr bedeutend ist sie nicht zu veranschlagen.

Ergebnisse für die Geschichte der Alpenflora.

Für die Geschichte der Alpenflora nähert sich das Ergebnis unserer Untersuchung am meisten wohl den Anschauungen der österreichischen Botaniker Kerner[3]) und v. Wettstein[4]). Sie bestätigt bei allen genetischen Beziehungen zu anderen Floren die hohe Selbständigkeit der Alpenflora. Sie weist ihre genetische Vielseitigkeit nach. Sie findet den Pleomorphismus ihrer wichtigsten Elemente um so deutlicher, je gründlicher sie ihr Verhalten untersucht. Alles dies beweist für Europa den Fortbestand der alpinen Tertiärvegetation[5]). Zwar steht es fest, daß die Areale der Arten in der Eiszeit der Alpen mannigfach verschoben, großen zonalen Schwankungen unterworfen, auf die Nachbargebirge ausgedehnt oder von dort her verändert wurden. Doch in der Hauptsache waren das für die Oreophytenflora der Alpen nur Oszillationen, die schließlich annähernd zum pliocänen Zustande zurückführten. Die engen Beziehungen der Pliocänflora zum östlichen Asien und zum Mediterranlande zeigt sie noch heute mit aller Klarheit.

Ein Weiterleben der pliocänen Tertiärflora an Ort und Stelle hat z. B.

---

1) Vgl. z. B. Wettstein in Schrift. Ver. Verbr. naturw. Kennt. Wien XXXVI (1896) 142.

2) Kerner, Pflanzenleben II (1891) 840.

3) Kerner, Studien über die Flora der Diluvialzeit in den östlichen Alpen. Sitzber. der K. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Klasse XCVII. 1 (1888).

4) v. Wettstein, Die Geschichte unserer Alpenflora. Schriften d. Vereins z. Verbreitung naturw. Kenntnisse Wien XXXVI (1896) 119—142.

5) Vergl. auch Engler, Die Pflanzenformationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette: 5. Die wichtigsten Etappen in der Geschichte der Alpenflora. Notizblatt des Kön. botan. Gartens zu Dahlem bei Berlin, Appendix VII. 1901, S. 84—87.

Pax neulich ja sogar für Gehölzvegetation wahrscheinlich gemacht. »In der Tat läßt sich zeigen,« sagt er[1]) von den südlichen Karpathen, »daß einzelne Tertiärpflanzen, namentlich der Hegyalja oder von Thalheim, im wärmsten und von der diluvialen Vergletscherung am wenigsten beeinflußten Teile des Gebirges in kaum oder gar nicht veränderter Form seither vegetieren.« In den Südkarpathen, besonders dem Banat, finden rezente Formen von *Carpinus, Juglans, Celtis, Acer, Vitis, Tilia* unmittelbar an fossile Spezies Anschluß, die im Karpathenlande nachgewiesen sind. Weiter südlich äußert sich das selbe in der verwandtschaftlichen Verknüpfung einer *Picea omorica, Pinus peuce, Aesculus Hippocastanum, Forsythia europaea* usw. Wenn aber Gewächse von den ökologischen Ansprüchen dieser Lignosen noch so klar das Bild präglazialer Verhältnisse bewahren, so liegt darin mittelbar eine erwünschte Bestätigung der noch viel geringeren Störung und noch viel vollständigeren Erhaltung der Bergflora, die über jenen Waldungen in den höheren Zonen der Gebirge jetzt wie einst die Matten und Triften, Fels und Geröll in bunter Mannigfaltigkeit bevölkert.

Übersicht.

Als genetische Elemente der Alpenflora lassen sich nach der morphologischen und geographischen Beschaffenheit ihrer Gattungen folgende Kategorien ermitteln.

A. Autochthone Flora.

I. Arktotertiärer Stamm.

Die Formenkreise des arktotertiären Stammes waren schon im jüngeren Tertiär in den Alpen vorhanden. Oberhalb von Gehölzformationen tropischen oder subtropischen Wesens wuchsen sie dort[2]), so wie es die Oreophyten-Flora vom Himalaya bis zu den Gebirgen Westchinas noch heute tut. In der Flora der Alpen bilden sie bis zur Gegenwart ein vorherrschendes Element. Sie scheiden sich in einen borealen und einen meridionalen Zweig.

1. Borealer Zweig.

Aus der holarktischen Flora, die nördlich der eurasiatischen Faltengebirge oder im östlichen Asien und in Nordamerika wohnte, entwickelten sich in manchen oder in allen Gebirgen selbständige Oreophyten.

Soweit die Alpen in Betracht kommen, ergeben sich dabei folgende drei Fälle:

α. Die Alpen besitzen mitunter von der Stammflora noch gewisse Vertreter, aber keine oder wenige Oreophyten; solche gibt es zahlreicher in Hochasien. *Aconitum, Delphinium, Swertia, Wulfenia* und Verwandte. — S. 13.

1) Pax, Karpathen II. 28.

2) Vgl. Kerner, Pflanzenleben II (1891) 839.

β. Die Alpen besitzen von der Stammflora keine oder wenige Vertreter, aber zahlreiche Oreophyten. Die Stammflora ist oft besser erhalten in Ostasien und Nordamerika. Die Oreophyten sind zahlreich auch im östlichen Hochasien. Dies ist gegenwärtig eine von den wichtigsten Gruppen der Alpenflora. *Aquilegia*, *Saxifraga* zum Teil, *Gentiana*, *Primulinae*, *Pèdicularis*. — S. 16.

γ. Die Alpen und alle übrigen holarktischen Länder besitzen nur Oreophyten. *Carex* § *Ferrugineae*. — S. 28.

2. **Meridionaler Zweig.**

Aus weiter verbreiteten Gattungen der genetisch ungleichartigen Flora, die im jüngeren Tertiär südwärts der Alpen wohnte, entwickelten sich in den Alpen Oreophyten. Die übrigen Hochgebirge besitzen aus den selben Gattungen ihre besonderen Oreophyten. Aber die alpinen Arten gehören zu mediterranen Verwandtschaften. *Saxifraga* zum Teil, *Geranium*, *Valerianaceae*, *Silene*, viele *Cruciferae*. — S. 31.

II. **Mediterraner Stamm.**

Von der selben südlichen Flora entnahmen die Alpen auch Oreophyten aus genetisch anders gearteten Gattungen. Diese fehlen den übrigen Hochgebirgen der Holarktis, sind aber reich vertreten im Mediterrangebiet und stehen mitunter zu afrikanischen Formenkreisen in Beziehung. Dies ist wie I1β gegenwärtig eine sehr wichtige Gruppe der Alpenflora. *Campanula*, *Phyteuma*, *Achillea*, *Helianthemum*, *Anthyllis*, *Sempervivum*, *Globularia*, *Horminum*, *Erinus*. — Fraglich *Alchemilla*. — S. 33.

B. **Quartäre Zugänge.**

Im Quartär flossen den Alpen noch einige Elemente zu, die genetisch meist gleichfalls dem arktotertiären oder dem mediterranen Stamme angehören, sich in der Alpenflora aber von allen vorigen Gruppen durch ihre Heterochthonie unterscheiden.

1. **Arktische Elemente.** — S. 40.
2. **Sibirische Elemente.** — S. 43.
3. **Aquilonare Elemente.** — S. 43.
